THE UNIVERSITY

OF ILLINOIS

LIBRARY

580.5
F
v.100

ACES LIBRARY

ACES LIBRARY

BIOLOGY

Return this book on or before the
Latest Date stamped below. A
charge is made on all overdue
books.
University of Illinois Library

Jan 1950		

ACES LIBRARY

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG.

FRÜHER HERAUSGEGEBEN

VON DER

KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG.

HUNDERTSTER BAND.

HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL

PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN.

MIT 6 TAFELN UND 240 TEXTFIGUREN.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA.

1910.

580.5
F

ALLE RECHTE VORBEHALTEN.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
GOEBEL, K., Zum hundertsten Band	I—VIII
ARNOLDI, W., Beiträge zur Morphologie der Keimung von Salvinia natans. Mit 47 Abbildungen im Text	121—139
ASO, K., Über Säuregehalt und Säureresistenz verschiedener Wurzeln	311—316
ASO, K., Können Bromeliaceen durch die Schuppen der Blätter Salze aufnehmen? Mit 5 Abbildungen im Text	447—450
BRUCHMANN, H., Über Selaginella Preissiana Spring. Mit 8 Abbildungen im Text	288—295
KÜSTER, ERNST, Über Inhaltsverlagerungen in plasmolysierten Zellen. Mit 10 Abbildungen im Text	267—287
VON LUETZELBURG, PHILIPP, Beiträge zur Kenntnis der Utricularien. Mit 48 Abbildungen im Text	145—212
MEYER, ARTHUR und SCHMIDT, ERNST, Über die gegenseitige Beeinflussung der Symbionten heteroplastischer Transplantationen, mit besonderer Berücksichtigung der Wanderung der Alkaloide durch die Pfropfstellen. Mit 3 Abbildungen im Text	317—396
PASCHER, ADOLF, Der Aufbau des Sprosses bei Przewalskia tangutica Maximowicz. Mit 4 Abbildungen im Text	295—304
RENNER, O., Nochmals zur Ökologie der Behaarung	140—144
RENNER, O., Beiträge zur Physik der Transpiration. Mit 25 Abbildungen im Text	451—547
SCHMIDT, ERNST s. MEYER, ARTHUR.	
SCHNEIDER-ORELLI, O., Versuche über die Widerstandsfähigkeit gewisser Medicago-Samen (Wollkletten) gegen hohe Temperaturen	305—311
SCHUBERT, WALTER, Über die Resistenz exsiccatortrockener pflanzlicher Organismen gegen Alkohol und Chloroform bei höheren Temperaturen	68—120
SCHUSTER, JULIUS, Über die Morphologie der Grasblüte. Mit Tafel II—V und 35 Abbildungen im Text	213—266
STRASBURGER, EDUARD, Chromosomenzahl. Mit Tafel VI	398—446
WOLPERT, JOSEF, Vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Alnus alnobetula und Betula. Mit Tafel I und 32 Abbildungen im Text	37—67
ZIELINSKI, FELIX, Beiträge zur Biologie des Archegoniums und der Haube der Laubmoose. Mit 23 Abbildungen im Text	1—36

Heft I, pag. 1—144 erschien am 8. November 1909
„ II, „ 145—316 „ „ 8. Januar 1910
„ III, „ 317—450 „ „ 18. März 1910
„ IV, „ 451—547 „ „ 4. April 1910.

227805

Digitized by the Internet Archive
in 2019 with funding from
University of Illinois Urbana-Champaign

https://archive.org/details/floraoderbotanis100unse

Zum hundertsten Band.

Das Erscheinen des 100. Bandes dieser Zeitschrift läßt es wohl gerechtfertigt erscheinen, wenn wir einen Blick auf ihre Geschichte werfen.

Die „Flora“ ist die älteste noch lebende botanische Zeitschrift, und so spiegelt sich auch ein guter Teil der Geschichte der Botanik in ihr ab.

Zwar war schon im 18. Jahrhundert der Versuch, eine botanische Zeitschrift herauszugeben, gemacht worden („Usteri's Annalen“), aber diese ging nach Erscheinen von einigen Jahrgängen wieder ein. Dasselbe Schicksal hatte Schrader's „Journal“. Es war deshalb ein einigermaßen kühnes Unternehmen, daß die im Jahre 1790 in Regensburg begründete Kgl. bayerische botanische Gesellschaft sich im Jahre 1802 entschloß, eine „Botanische Zeitung“ herauszugeben, „welche Rezensionen, Abhandlungen, Aufsätze, Neuigkeiten und Nachrichten die Botanik betreffend enthält“.

Die neubegründete Zeitschrift kam in eine ungünstige Zeit —, die kriegerischen Wirren, unter denen der europäische Kontinent litt, ließen sie nach wenigen Jahren (Ende 1807) wieder eingehen.

Die Energie des Hauptbegründers der Regensburger botanischen Gesellschaft, des um die deutsche Floristik hochverdienten Prof. Hoppe ließ sich durch den ersten Mißerfolg aber nicht abschrecken. Die mit dem Jahre 1808 eingestellte „Botanische Zeitung“ begann im Jahre 1818 nach einem erweiterten Plane unter dem Titel „Flora oder (allgemeine) botanische Zeitung“ wieder zu erscheinen. Ihre Redaktion besorgte Hoppe, 1827—1830 mit Eschweiler, von da ab bis zu seinem Rücktritt mit Fürnrohr, der sich der Zeitschrift sehr annahm und sie zu einem Sammelpunkt aller Bestrebungen auf dem Gebiete

der Botanik zu gestalten suchte, namentlich wurde in zahlreichen (freilich meist recht unübersichtlichen) Beilagen eine Darstellung der botanischen Literatur gegeben, nachdem der Versuch Eschweiler's, neben der Flora (1828) eine eigene Zeitschrift unter dem Titel „Botanische Literaturblätter" (Vorläufer des jetzigen botanischen Jahresberichtes und des botanischen Zentralblatts) herauszugeben, wegen Mangels an Absatz gescheitert war.

Fürnrohr starb 1861, sein Nachfolger in der Redaktion war Herrich-Schaefer, welchem Botaniker von glänzenden Namen: de Bary, Hofmeister, Sachs ihre ständige Mitwirkung zusagten. Darauf wird unten, bei Besprechung des Inhalts der Zeitschrift, zurückzukommen sein.

1871 übernahm die Herausgabe der „Flora" der Lycealprofessor Singer in Regensburg, der sich seiner Aufgabe auch mit Eifer und Interesse widmete. Mehrfach wird von der Redaktion betont, daß sie bemüht sein werde, diese älteste botanische Zeitschrift lebensfähig zu erhalten. Es zeigte sich aber immer mehr, daß die Herausgabe einer botanischen Zeitschrift an einem Orte, an welchem naturgemäß fast nur die floristisch-systematische Forschung gepflegt werden konnte, auf immer größere Schwierigkeiten stoßen mußte. Im Auftrage der Regensburger botanischen Gesellschaft ersuchte deshalb Ende 1888 Prof. Singer den Unterzeichneten die „Flora" ganz (unter Loslösung von der Regensburger botanischen Gesellschaft) zu übernehmen. Dieser entschloß sich zur Annahme dieses Anerbietens, obwohl es fraglich war, ob sich das alte, etwas morsch gewordene Schiff, das so manche wertvolle Ladung (und auch nicht wenigen Ballast) befördert hatte, noch lange über Wasser werde halten lassen. Es waren im Laufe der Zeit neue botanische Zeitschriften erschienen und zudem ist im allgemeinen in der Botanik das Angebot, d. h. die wissenschaftliche Produktion wohl größer als die Nachfrage, d. h. die Zahl der für die Erhaltung einer Zeitschrift notwendigen Abonnenten. Dank der Tätigkeit trefflicher Mitarbeiter und dem Entgegenkommen der beiden Verleger (zuerst N. G. Elwert in Marburg, später G. Fischer in Jena) zeigte die alte Flora aber neue Lebenskraft. Sie erschien in vergrößertem Formate und nicht mehr wie früher in einzelnen Nummern, sondern in Heften. Die Literaturbesprechungen wurden aufgegeben, da sich unterdessen besondere Organe dafür entwickelt hatten. Es sind seitdem 28 Bände erschienen, von denen einige (namentlich von den in kleinerer Auflage erschienenen „Ergänzungsbänden") schon ganz vergriffen sind.

Es sei nun versucht, kurz darauf hinzuweisen, in wie weit die in der „Flora“ erschienenen Abhandlungen für die Geschichte der Botanik von größerer Bedeutung gewesen sind. Selbstverständlich kann es sich dabei nur um die ältere Zeit, welche bereits der Geschichte der Botanik angehört, handeln und auch da nur um kurze Hinweise, nicht um eine ausführlichere Würdigung. Freilich wird ja neuerdings die Zeit, innerhalb welcher eine wissenschaftliche Abhandlung der Euthanasie des Vergessenwerdens anheimfällt, auf nur etwa vier Jahre angesetzt (und bei nicht wenigen Autoren geht ja die Literaturkenntnis noch auf einen kleineren Zeitraum zurück), aber das ist der Maßstab der rastlos und oft einseitig weiterstrebenden Gegenwart nicht der der Geschichte.

Die Gründung der Flora fällt in die Zeit, in welcher die systematische Botanik durch Linné einen mächtigen Aufschwung genommen hatte und namentlich die Erforschung der deutschen Flora mit einem fast leidenschaftlichen Eifer betrieben wurde. Dem entspricht ja auch der Titel, welchen die Zeitschrift erhielt.

Floristisch-systematische Mitteilungen, Exkursionsberichte u. dgl. nehmen deshalb in den ersten Bänden einen breiten Platz ein, und um Prioritätsfragen in der Benennung neuer Formen entspinnt sich nicht selten ein ebenso erbitterter Streit wie heutzutage über andere zeitweilig im Vordergrund stehende und bald darauf wieder vergessene Bestrebungen. Zuweilen tauchen aber auch allgemeine Fragen auf. So bespricht im 4. Jahrgang Wenderoth beifällig das Buch Henschel's, in welchem dieser sich gegen die Sexualität bei den Pflanzen gewendet hatte, und Nees v. Esenbeck stimmte unter Anführung von Äußerungen des alternden Goethe zu. Es war die Zeit, in der die — jetzt anscheinend eine neue Morgenröte erlebende — Naturphilosophie in vielen Köpfen eine heillose Verwirrung angerichtet hatte. Aber glücklicherweise keineswegs in allen. Im 5. Jahrgang weist der Münchener Botaniker Schrank die Henschel'schen Phantastereien zurück, an der Sexualität sei nicht zu zweifeln „responsa venerunt, causa decisa est“.

In den folgenden Jahrgängen läßt sich neben den floristisch-systematischen Arbeiten allmählich eine neue Richtung wahrnehmen: einerseits treten mehr Abhandlungen über niedere Pflanzen auf, andererseits machen sich nach zwei Seiten Anzeichen einer reicheren Gestaltung der botanischen Forschungstätigkeit geltend. Einmal zeigt sich die neubelebte anatomische Forschung vor allem darin, daß Mohl eine Reihe seiner klassischen Arbeiten in der Flora veröffentlichte, andererseits beginnt A. Braun in ihr seine Tätigkeit als Morphologe.

Wie rasch die Entwicklung unserer Kenntnisse der niederen Pflanzen erfolgt ist, tritt beim Blättern in alten Florabänden deutlich hervor. Noch im 6. Jahrgang mußte Schrank Aghard's Angaben über die Verwandlung niederer Tiere in Pflanzen bekämpfen, und scheinbar erhielt Aghard's Anschauung eine Stütze, denn Unger berichtet dort „über den unmittelbaren Übergang des sprossenden Lebens in das bewegte infusorielle und umgekehrt über die Metamorphose der Ectosperma clavata" — es war die berühmte Entdeckung der Schwärmsporenbildung bei Vaucheria.

Wie wenig man selbst von der Entwicklung der höchsten Pteridophyten wußte, illustriert z. B. die Bemerkung Perleb's im 6. Jahrgang, daß er die „Samen" (Makrosporen) von Isoëtes vergebens zum Keimen zu bringen gesucht habe; es ist gut, daß die Fälle von „parthenogenetischer" Embryoentwicklung im Prothallium der Makrosporen (z. B. von Marsilia Drumondii) erst später bekannt wurden, sonst hätte das sicher auf Irrwege geführt.

In der Geschichte der Morphologie hat die Schimper-Braun'sche Blattstellungslehre bekanntlich eine große Bedeutung und sie erregte auch zur Zeit ihrer ersten Veröffentlichung ein großes Aufsehen. Diese erfolgte in der Flora (1835) durch A. Braun unter dem Titel „Dr. K. Schimper's Vorträge über die Blattstellungslehre".

Diese Veröffentlichung war ohne Zweifel eine sehr verdienstliche. Denn K. Schimper selbst — eine geniale, aber der Selbstzucht entbehrende Natur — kam, von seiner Schrift über Symphytum Zeyheri abgesehen, weder damals noch später zu einer Veröffentlichung seiner Beobachtungen und Theorien. Es hinderte ihn dies aber nicht über A. Braun's Veröffentlichung höchst empört zu sein, und dieser fügte dieser auch einen demütig entschuldigenden Nachtrag zu, der als „document humain" von großem Interesse ist.

Mohl's Arbeiten über die fibrösen Zellen in den Antheren, die Poren des Pflanzenzellgewebes, die Entwicklung der Sporen der Kryptogamen und andere sind auch jetzt noch nicht nur als historische Dokumente, sondern auch durch die klare sachliche Form der Darstellung von großem Interesse. Freilich blieb er der „Flora" nicht treu, sondern gründete im Jahre 1843 mit Schlechtendal die „Botanische Zeitung", in welcher selbstverständlich seine Arbeiten jetzt erschienen.

Das Interesse für Botanik war aber unterdessen so gewachsen, daß die neue Zeitschrift trotz des illustren Namens ihres Begründers der alten nicht das Lebenslicht ausblies.

Wir finden im Gegenteil in ihr auch nach der Begründung der zweiten deutschen botanischen Zeitschrift (jetzt sind es deren fünf) eine Anzahl Arbeiten von bleibendem Werte. So beginnt 1845 Wydler in der Flora seine morphologischen Arbeiten zu veröffentlichen, deren sich eine ganze Reihe in verschiedenen späteren Jahrgängen findet. Es sind trocken-formalistische Beschreibungen, teilweise von wunderlich steifen schematischen Figuren begleitet. Aber ein sehr großes Beobachtungsmaterial steckt in diesen Abhandlungen des gewissenhaften Forschers. Eichler hat in seinen Blütendiagrammen viel davon verwertet, und für morphologische Arbeiten von weiteren Gesichtspunkten aus sind hier wertvolle Bausteine geboten.

Geistvoller als Wydler hat Wichura seine Aufgabe aufgefaßt, seine „Beiträge zur Lehre von der Blatt- und Knospenstellung" (1846) und andere sind auch heute noch sehr lesenswert. In demselben Jahrgange lieferte Vrolik (wohl zum ersten Male) den Beweis, daß Mißbildungen (bei Digitalis) erblich sein können.

Cohn's treffliche Erstlingsarbeit (Beiträge zur Physiologie des Samens) erschien in der Flora 1849. Kurz darauf taucht in ihr der rasch zur Berühmtheit gelangte Namen Hofmeister's auf, dem die „Flora" eine ganze Reihe teils morphologischer, teils physiologischer Beiträge verdankt. Zwei Probleme waren es, die ihn zunächst hauptsächlich beschäftigten: Der Kampf gegen Schleiden's auf unrichtigen Beobachtungen beruhende „Befruchtungstheorie" (wonach der Embryo aus dem Pollenschlauch entstehen sollte) und die Entwicklungsgeschichte der Archegoniaten.

In ersterer Beziehung handelte es sich namentlich um den Nachweis, daß die Eizellen vor Ankunft des Pollenschlauches vorhanden sind, wobei namentlich Schacht's unrichtige aber zunächst mit großer Sicherheit vorgetragenen Angaben zu bekämpfen waren (1851 und 1855). In der zweiten sind Hofmeister's Mitteilungen über die Keimung von Equisetum und die Stellung der Moose im System von Bedeutung (1852). Auch Pringsheim veröffentlicht die Anfänge seiner so erfolgreichen algologischen Arbeiten zum Teil in der Flora (1852). — Die Morphologie der höheren Pflanzen — abgesehen von den schon oben erwähnten Autoren — ist in dieser Zeit vertreten namentlich durch Abhandlungen von Irmisch und Buchenau.

Daneben läßt sich ein immer größer werdendes Einströmen lichenologischer und bryologischer Abhandlungen beobachten. Seit Ny-

lander 1856 in der Flora eine lichenologische Arbeit veröffentlichte, sehen wir später namentlich Arnold und Krempelhuber, Fries, Müller (Aargau), Minks u. a. mit systematisch-lichenologischen Arbeiten vertreten.

Die neue Richtung der Flechtenforschung wird durch Schwendener's Beiträge vertreten (z. B. 1863 über Ephebe pubescens, 1864 über Apothecien, 1871 Erörterungen zur Gonidienfrage). Daß es dabei nicht ohne Zusammenstöße zwischen der Partei der alten Lichenologen, die in der Annahme der Pilz-Algen-Symbiose bei den Flechten deren Herabwürdigung erblickten, abging, ist nicht zu verwundern.

Eine besondere Förderung erfuhr, wie schon oben angedeutet wurde, die „Flora“ von 1861 ab dadurch, daß Hofmeister, Sachs und de Bary der Redaktion ihre Mitwirkung zugesagt hatten. Sie lieferten nicht nur eine Anzahl von Literaturbesprechungen, sondern auch eine Reihe von Originalarbeiten. Bei Hofmeister waren es jetzt wesentlich physiologische Probleme, die ihn beschäftigten. War er auch auf diesem Gebiete bekanntlich weniger glücklich als auf morphologischem, so sind seine Arbeiten über das Saftsteigen (schon 1858, über die Mechanik der Protoplasmabewegungen [1865]) u. a. doch für ihre Zeit wichtig gewesen. An bleibender Bedeutung konnten sie sich freilich nicht messen mit denen von Sachs (z. B. über die Leitung plastischer Stoffe in verschiedenen Gewebeformen, Beiträge zur Physiologie des Chlorophylls, die vorübergehenden Starrezustände periodisch-beweglicher und reizbarer Pflanzenorgane [1863], über Transpiration [1864], über Wachstum und Geotropismus aufrechter Stempel [1872] u. a.).

De Bary gab eine Anzahl von Untersuchungen über Pilze und Algen. Die Zeitschrift nahm durch diese hervorragenden Mitarbeiter einen sichtlichen Aufschwung.

Später treten die lichenologischen Arbeiten wieder mehr in den Vordergrund, daneben finden sich namentlich morphologische. So entwicklungsgeschichtliche von Eichler (über Fumariaceen [1865], über die Cruciferenblüte [1869], von Warming über Euphorbiaceen u. a.).

Namentlich ist auch der bedeutendste und scharfsinnigste Vertreter der idealistischen Morphologie Celakovsky mit zahlreichen Abhandlungen vertreten (über die morphologische Bedeutung der Samenknospen [1873], über den eingeschalteten epipetalen Staubblattkreis [1874], über den morphologischen Aufbau von Vincetoxicum [1876], über die morphologische Bedeutung der sog. Sporenknöspchen bei den Charen [1878],

über vergrünte Eichen von Hesperis [1879], über ideale und kongenitale Vorgänge in der Morphologie [1884] u. a.).

Auch die (damals) jüngere Generation der Physiologen ist in der Flora ganz hervorragend repräsentiert. So durch Pfeffer (Ölkörper der Lebermoose [1873]), de Vries (über Wundholz [1875], longitudinale Epinastie [1876] und einige kleinere Abhandlungen), Wiesner (über rationale und irrationale Divergenzen [1874]). Die Entwicklungsgeschichte niederer Pflanzen wird gefördert durch Abhandlungen von Stahl (über Hymenialgonidien), Prantl (über Farne), Leitgeb (über Dumortiera [1880], Corsinia [1888]). Die physiologische Anatomie durch Westermaier und Ambronn (Anatomie von Lianen und Schlingpflanzen [1881]), Haberlandt (Assimilationssystem der Laubmoossporogonien [1886]; zur Kenntnis des Spaltöffnungsapparates [1887]; über die Chlorophyllkörper der Selaginellen).

C. Kraus berichtete über die Resultate seiner physiologischen Untersuchungen. Außer diesen dem Gebiete der allgemeinen Botanik angehörigen Beiträgen finden sich umfangreiche systematisch-floristische Abhandlungen (z. B. Strobl, Flora der Nebroden).

Mit dem 72. Band (1889) traten, wie oben erwähnt, äußere und innere Veränderungen der Zeitschrift ein. Die bisherige Erscheinungsart in einzelnen kleinen Nummern war nur berechtigt, so lange mehr der „Zeitungs"charakter, welcher ein rasches veröffentlichen kleiner Mitteilungen erfordert, in den Vordergrund trat. Nun waren inzwischen die „Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft" begründet worden, welche speziell der raschen Veröffentlichung kurzer Mitteilungen dienen, es lag also kein Grund vor, die Zerteilung der Flora in einzelne kleine Nummern beizubehalten, welche größere Abhandlungen, ähnlich wie die Feuilleton-Romane der Tageszeitungen, in einzelne Stücke zerriß. Es erfolgte deshalb von diesem Bande an die Veröffentlichung in jährlich vier bis fünf Heften. Auch für die Berichterstattung über die botanische Literatur war durch das botanische Zentralblatt und den botanischen Jahresbericht vollständiger gesorgt, als dies in einer Zeitschrift, welche in erster Linie der Veröffentlichung von Originalarbeiten dienen soll, möglich ist. Es wurde die literarische Berichterstattung deshalb eingestellt. Ist es doch eine Verschwendung von Zeit und Geld, wenn in Deutschland drei oder mehr auf denselben verhältnismäßig kleinen Leserkreis angewiesene Zeitschriften referierend tätig sein wollen!

Aus demselben Grunde wurde auch in den Originalarbeiten eine gewisse Arbeitsteilung angestrebt. Die Systematik und Pflanzengeo-

graphie hat in Engler's Jahrbüchern ihr Zentralorgan, für floristische und deskriptive Bearbeitungen der „Kryptogamen" ist die Hedwigia bestimmt. Die „Flora" beschränkte sich deshalb vorzugsweise auf Arbeiten aus dem Gebiete der Morphologie, Zellenlehre, Biologie und Physiologie der Pflanzen. — Daß auch in den letzten 27 Bänden Abhandlungen erschienen sind, welche für die genannten Gebiete von Bedeutung geworden sind, zeigt wohl ein Blick auf die Inhaltsverzeichnisse.

Möge die Erreichung des 100. Bandes die Gewähr bieten, daß die älteste botanische Zeitschrift doch nicht altert, sondern sich mit der Wissenschaft, welcher sie dient, immer aufs Neue verjüngt!

München, 1. Oktober 1909.

K. Goebel.

Beiträge zur Biologie des Archegoniums und der Haube der Laubmoose.

Von **Felix Zielinski.**

(Mit 23 Abbildungen im Text.)

Die Öffnungsweise der Archegonien.

Über die Art und Weise, wie sich das Moosarchegonium öffnet, herrschte bisher dieselbe irrtümliche Meinung, wie bis vor einigen Jahren für die Antheridien. In beiden Fällen erklärte man das Aufspringen der Geschlechtsorgane ausschließlich durch den Druck, den der quellende Inhalt auf die Wand ausübt: hier der Schleim, in dem die Spermatozoen eingebettet sind, dort die verschleimten Halskanalzellen. Daß diese zum mindesten nicht der einzige Faktor und nicht der wesentlichste ist, hat Goebel[1]) für die Antheridien nachgewiesen. Die Wandzellen, die durch ihr Auseinanderweichen die Öffnung des Antheridiums bewirken, geben nicht allein dem inneren Druck nach, sind also nicht rein passiv, wie man bisher annahm. Sie beteiligen sich vielmehr aktiv an der Öffnung. Bei den Antheridien sind diese Zellen scharf gegen die übrigen begrenzt, sie sind äußerlich schon an der helleren Färbung, dem geringeren Chlorophyllgehalt kenntlich und bilden die von Goebel so genannte „Öffnungskappe". Ihre hellere Färbung rührt vom Schleim her, der der peripherischen Wand der Zelle angelagert ist und das Plasma mit dem sonstigen Zellinhalt zentralwärts verdrängt hat. Durch Quellen dieses Schleimes dehnen sich die Zellen aus, sprengen die Cuticula und biegen sich vermöge der nachgiebigen Innenwände wurstförmig nach außen. Das äußere Bild dieses Vorganges ist auch vor Goebel sowohl für Antheridien wie Archegonien richtig erkannt und auf vielen Zeichnungen deutlich zum Ausdruck gebracht worden. Besonders gelungen ist eine Zeichnung von Thuret[2]), die ein geöffnetes Pellia-Archegonium darstellt. Die wurstförmige Krümmung und der Unterschied im Zellinhalt ist vollkommen richtig erkannt, nur das Verhalten der Cuticula ist unbeachtet geblieben. Im Text aber findet sich keine Erwähnung der Zeichnung.

Daß neben der äußeren Ähnlichkeit im Öffnungsvorgang der beiderlei Geschlechtsorgane auch eine innere Übereinstimmung besteht, war eine

---

1) K. Goebel, Über den Öffnungsmechanismus der Moosantheridien. Annales du jardin botanique de Buitenzorg, Suppl. II.

2) Annales des Sciences 1851, Tome XVI.

berechtigte Annahme, die sich bei näherer Untersuchung der Archegonien bis zu einer gewissen Grenze bestätigen sollte. Die Goebelsche Öffnungskappe läßt sich freilich, auf die Archegonien bezogen, nur als Analogon zu den Antheridien feststellen. Wäre man hierbei von den Archegonien ausgegangen, so hätte man diesen Terminus wohl nicht geprägt. Während nämlich bei den Antheridien die Öffnungskappe sich in der Mehrzahl der untersuchten Fälle ganz genau umschreiben läßt, ist bei den Archegonien ein Übergang zwischen Kappenzellen und den übrigen Zellen des Halses vorhanden. Diese Verschiedenheit findet vielleicht darin ihre Erklärung, daß bei den Antheridien nur eine enge Öffnung, die als Spritzloch zu funktionieren hat, hergestellt werden muß, während der Archegonienhals in einen trichterförmigen Aufnahmeapparat der Spermatozoen verwandelt werden soll (Fig. 1 *A*, *B*). Ein merklicher Unterschied bildet sich erst bei zu-

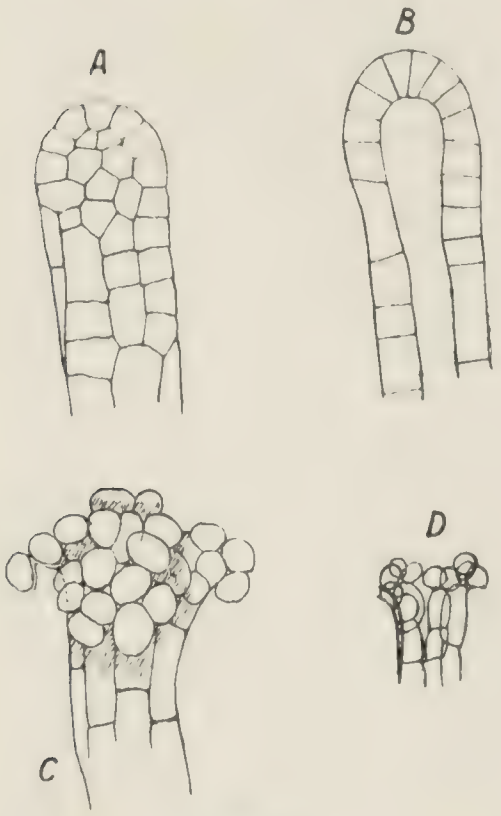


Fig. 1.
A—*C* Archegonienspitzen von Mnium cuspidatum; *D* von Orthotrichum speciosum.

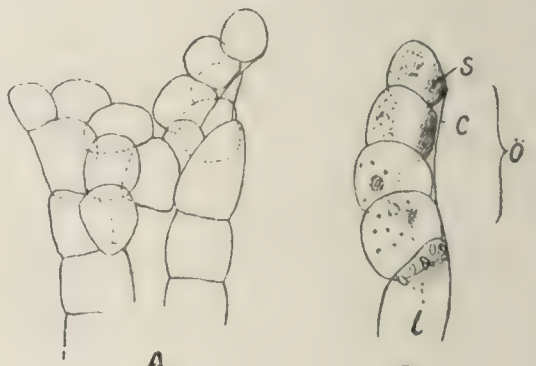


Fig. 2. Pellia calycina.
A Geöffnetes Archegonium.
B Zellen der Öffnungskappe (*ö*).
c Cuticula; *s* Schleimschicht;
i inaktive Zelle.

Fig. 1.

nehmender Reife aus. Bei einem jungen Archegonium sind noch alle Halszellen von ganz gleicher Größe und sind auch ziemlich gleichmäßig mit Stärke angefüllt. Allmählich streckt sich der Hals, seine Zellen werden länger, ihre Anordnung in Längsreihen, die sich oft noch strangartig drehen, fällt auf. Nur die Zellen der Spitze haben nach wie vor ihre würfelige oder keilförmige Gestalt behalten. Sie bilden über dem verdickten Ende des Halskanals ein Gewölbe, das im Längsschnitt aus 10—12 Zellen besteht (Fig. 1 *A*, *B*). Dies ist die Öffnungskappe, die sich auch hinsichtlich ihres Stärkegehaltes von den übrigen Halszellen unterscheidet. Untersucht man nämlich ein Archegonium

kurz vor dem Öffnen, so findet man den Stärkegehalt unverändert wieder bis auf die Zellen der Öffnungskappe, die vorher besonders voll waren, jetzt aber fast stärkefrei sind. Eine bedeutendere Anhäufung finden wir dagegen im Bauchteil, wo sie offenbar zur Ernährung des Embryos bestimmt sind. Möglicherweise ist die Stärke in den Kappenzellen zur Bildung von Schleim aufgebraucht worden, der sich in ihnen zu dieser Zeit in großer Menge vorfindet. Doch ist er im Gegensatz zu den Antheridien diffus in der Zelle eingelagert und läßt sich daher mit Färbemitteln schwer nachweisen. Am besten gelingt seine Sichtbarmachung durch Zusatz von Alkohol. Hierbei fand ich bei einer Gruppe verschiedenartiger Archegonien von Mnium überall die verschiedenen Zellen des Halskanals undurchsichtig. In den Kappenzellen hatte diese Veränderung des Inhaltes nur bei den reifen und kürzlich geöffneten stattgefunden, gleichwie bei dem von den Paraphysen ausgeschiedenen Schleim. Nur in einem Falle von Pellia calycina (Fig. 2) fand ich an der peripherischen Wand der Kappenzellen eine hyaline Schicht angelagert, die den übrigen Zellinhalt nach innen verdrängt hatte. Dieses würde also eine noch größere Übereinstimmung mit den Antheridien sein, als es in der Regel der Fall ist.

Ob sich ein Archegonium ohne jegliche Veranlassung von außen öffnet, konnte ich nicht ermitteln; in vielen Fällen mochte ein Anstoßen an den Objektträger oder eine unvermeidliche Erschütterung bei der Präparation die Eröffnung herbeigeführt haben. Gewöhnlich aber war es das Wasser, in dem ich die Objekte untersuchte, das den Schleim zur Quellung brachte und das Archegonium sprengte; ein noch stärkeres Gewaltmittel ist Kalilauge. Da das Wasser bekanntlich auch die Sprengung der Antheridien bewirkt (oder wenigstens beschleunigt), und für die Fortbildung der Spermatozoen absolut unentbehrlich ist, so liegt es nahe, in ihm ein notwendiges Hilfsmittel auch zur Öffnung der Archegonien zu erblicken.

Ich habe Archegonien untersucht von Mnium, Catharinea, Funaria, Orthotrichum, Polytrichum, Bryum und — zum Vergleich mit Lebermoosen — Pellia. Der Vorgang der Öffnung ist nun folgender: nachdem die Kappenzellen durch Quellen des Schleimes an Volumen zugenommen haben, üben sie einen Druck auf die sie umspannende Cuticula aus. Ist der Druck zu stark geworden, so platzt die Cuticula an der Spitze (Fig. 3) und rollt sich mitsamt den anhaftenden Zellen um. Oft sind es vier Lappen, welche die entstandene Öffnung krönen, doch ist hierin durchaus keine Gesetzmäßigkeit zu beobachten. Die Kappenzellen haben ihre Gestalt stark verändert: je nach ihrer früheren

Größe sind sie jetzt kugelig oder elliptisch geworden, die ursprünglich peripherische Wand haftet noch an der Cuticula, doch haben sich die anderen Wände stark ausgedehnt, drücken auf einander und bewirken dadurch das starke Umrollen der Lappen. Nach kurzer Zeit sieht man auch einige Zellen sich von der Cuticula loslösen. Mit Beginn des Platzens treten auch die Halskanalzellen langsam hervor, ihre Umrisse werden im Wasser immer undeutlicher, bis sie vollständig verquellen.

Schon aus dem ganzen Verlauf der Öffnung und dem späteren Heraustreten der Halskanalzellen geht hervor, daß nicht sie allein, wie bisher angenommen wurde, die Öffnung bewirken können. Desgleichen würde bei dieser Deutung völlig unklar sein, weshalb sich die Lappen der aufgesprengten Kappe so stark aufrollen. Am schlagendsten aber läßt sich die aktive Betätigung der Kappenzellen beweisen, wenn man ein reifes, ungeöffnetes Archegonium am Halsteil abschneidet. Sofort beginnt der Halskanalschleim durch die neugeschaffene Öffnung auszutreten, so daß er keinen Druck mehr auf die Wandungen der Kappe ausüben kann. Trotzdem erfolgt in vielen Fällen nach einiger Zeit ein regelmäßiges Öffnen an der Spitze des Archegoniums. Wo dies nicht der Fall war, war das Archegonium eben noch nicht reif.

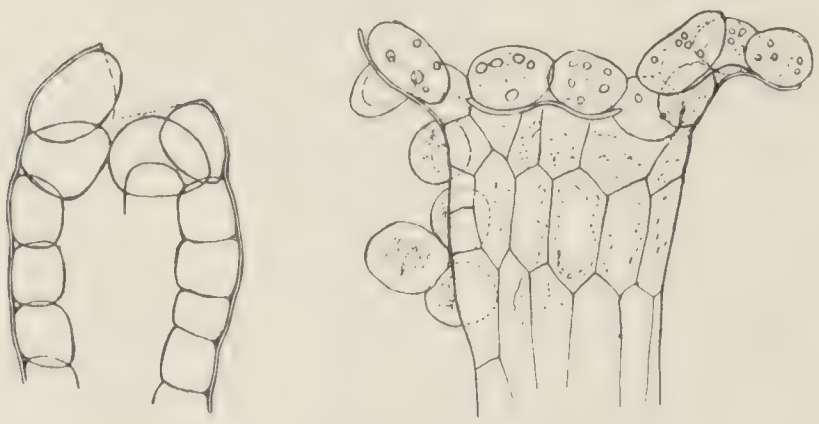


Fig. 3. Mnium undulatum.
Halb und ganz geöffnetes Archegonium.

Auch bei toten, in Alkohol fixierten Archegonien gelang es, falls sie sich im erforderlichen Reifestadium befanden, durch Zusatz von Wasser (oder Kalilauge) eine Öffnung herbeizuführen.

Außer der Quellung des Schleimes könnte man noch einem rein osmotischen Vorgang in den Kappenzellen eine Rolle bei der Öffnung zuschreiben. Unterwirft man aber ein eben geöffnetes Archegonium der Plasmólyse, so findet weder im einzelnen eine Gestaltsveränderung der Zellen statt, noch erfolgt durch Summierung kleinster, nicht wahrnehmbarer Veränderungen ein Zurückschlagen der Lappen.

Erscheinungen, wie sie Goebel für die Antheridien beschreibt, wo die Kappenzellen selbst platzen und ihren Inhalt nach innen oder nach außen entleeren, habe ich bei den Archegonien nicht beobachtet.

Im Anschluß an die hier gebrachten Untersuchungen über die Öffnungsweise der Archegonien will ich noch einige Abnormitäten be-

schreiben, die von Interesse sind, weil sie dazu beitragen können, über die Verwandtschaft zwischen Antheridien und Archegonien Klarheit zu schaffen [1]). Diese Verwandtschaft äußert sich zunächst in den jüngsten Entwicklungsstadien, wo die ersten Teilungswände eine gewisse Übereinstimmung aufweisen. Nachher treten Verschiedenheiten in der Entwicklung auf, deren Endresultat die große Menge fertiler Zellen im Antheridium einerseits, die Reduktion derselben auf eine einzige bei den Archegonien andererseits ist. Sowohl die Halskanal- als die Bauchkanalzellen können als steril gewordene Eizellen aufgefaßt werden. Diese Annahme wird durch Mißbildungen, wie sie schon von Hy, Lindberg u. a. beobachtet worden sind, gestützt.

Zwei Fälle, die sich diesen Beobachtungen anreihen, sind mir gelegentlich meiner Untersuchungen aufgefallen. Der erste betrifft Mnium cuspidatum (Fig. 4), bei dem ich in einer weiblichen Blüte neben normalen eine Reihe abnorm entwickelter Archegonien fand. Die Abnormität bezog sich nur auf den Inhalt des Archegonienbauches. Es war hier die unzweifelhafte Eizelle von mehreren größeren oder kleineren Zellen umgeben, während eine durch ihre Lage charakterisierte Bauchkanalzelle nicht deutlich zu erkennen war. In einem Archegonium hatte sich, ohne daß Öffnung und Befruchtung eingetreten wäre, diese Eizelle in zwei nahezu gleich große Zellen geteilt. Ob diese Fälle sich von einem Gesichtspunkt aus betrachten lassen und nur verschiedene Stadien ein und desselben Vorganges darstellen, sowie jeden Versuch einer Erklärung lasse ich offen, da sich an den Mikrotomschnitten eben nicht viel mehr als die Abnormität selbst feststellen ließ.

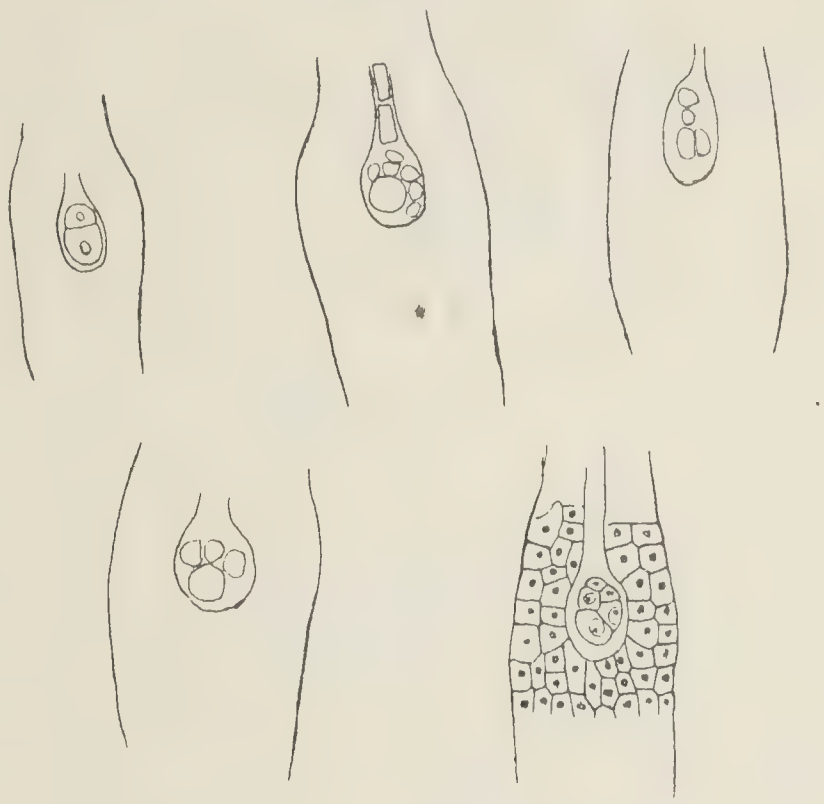


Fig. 4. Abnorme Archegonien von Mnium cuspidatum.

Im zweiten Fall war es ein nicht näher bestimmbares Bryum, dessen Rasen keine normalen Geschlechtsorgane besaß. Gebilde, die

1) Vgl. Goebel, Über Homologien in der Entwicklung männlicher und weiblicher Geschlechtsorgane. Flora, 90. Bd. (1902), pag. 295 ff.

äußerlich vollkommen Antheridien glichen, waren durchsichtig, sie enthielten nur eine homogene Masse. Es war dieses sogar bei den jüngsten deutlich zu sehen. Bei anderen saß auf einem derartigen leeren Antheridium ein Archegonienhals. Der Rasen wurde weiter kultiviert, doch entwickelte sich aus diesen abnormen Geschlechtsorganen nichts weiteres.

Das befruchtete Archegonium ist zunächst nach oben geöffnet, so daß der Embryo mit der Außenwelt durch den Halskanal kommuniziert. Doch ist er schon in jungen Stadien gegen ungünstige Einwirkungen durch einen Schleimmantel geschützt, den Waldner[1]) bei Sphagnum nachgewiesen hat. In höheren Altersstufen ist nicht mehr der ganze Embryo in eine Schleimmasse eingebettet, sondern nur der Halskanal ist durch einen Schleimpfropf verstopft. Im oberen Teil des Archegonienbauches breitet er sich längs der Wände aus, so daß er die Gestalt eines umgekehrten Bechers hat, in dessen Hohlraum die Spitze des jungen Sporogons hineintaucht.

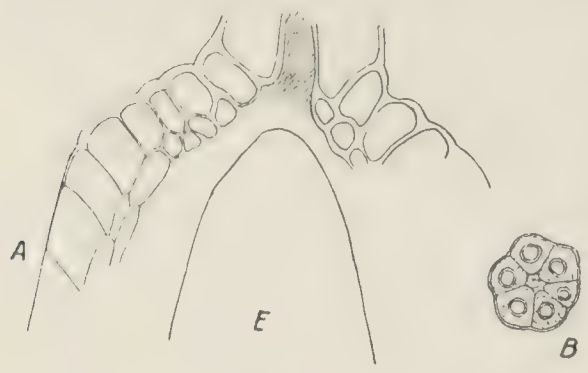


Fig. 5. Funaria hygrometrica. *A* Verstopfter Halskanal eines jungen Sporogons (*E* Embryo); *B* der Hals im Querschnitt.

Auch die Zellen an der Ansatzstelle des Halses haben eine Umbildung erfahren, die dem Embryo zum Schutze dient. Ihre Außenwände sind stark verdickt und bestehen aus einer korkähnlichen Substanz (Fig. 5). Auf einem Querschnitt durch den Hals sind zwei Verdickungsschichten erkennbar, die gegen Reagenzien wie konzentrierte Schwefelsäure standhielten. Im Hohlraum zwischen den Zellen ist der Schleimpfropf, der jedoch zu dieser Zeit ebenfalls chemische Veränderungen erfahren hat, sichtbar. So quillt er nicht bei Zusatz von Kalilauge und macht, der starken Färbbarkeit nach zu urteilen, den Eindruck eines viel dichteren Körpers.

Der Halsteil ist bei den meisten Mooshauben im Alter nicht mehr vorhanden, wahrscheinlich geht er durch einfaches Abbrechen verloren.

Das Abreißen der Calyptra vom Scheidchen fällt mit dem Beginn der Streckung des Sporogons zusammen. Man darf sich freilich nicht vorstellen, daß sich das junge Sporogon mit der Spitze gegen die Haube stemmt und sie auf diese Weise abreißt, denn zwischen Sporogon und

---

1) M. Waldner, Die Entwicklung des Sporogons von Andreaea und Sphagnuma, pag. 7.

Haube bleibt immer ein Zwischenraum bestehen, welcher erst schwindet, wenn das Sporogon die Haube tragen muß. Jedenfalls kommt es an der Spitze nie zu Druckerscheinungen, wie man sie im Fußteil beobachten kann. Fast regelmäßig fand ich sie bei Campylopus flexuosus, einem Moos, dem wir wegen der Cilienbildung an der Haube noch begegnen werden (Fig. 6 u. Fig. 7 *A*, *B*). Hier ragt die Spitze völlig frei in den Archegonienbauch, der Fuß dagegen hatte sich unter mehrfachen Knickungen und Krümmungen in das Gewebe der Mutterpflanze eingebohrt, was jedenfalls nur durch einen Druck zustande kommen konnte, der seinen Gegendruck an der verengten Stelle (*a*) hat.

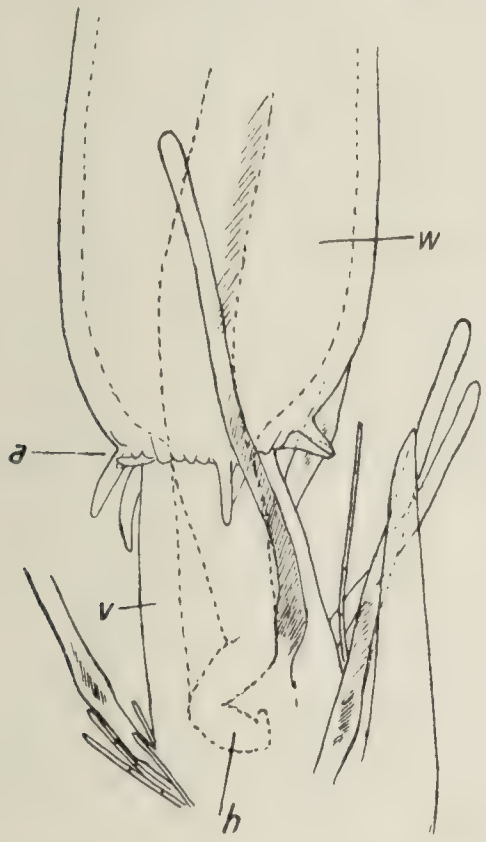


Fig. 6. Campylopus flexuosus. Junges Sporogon. *a* Abrißstelle der Haube; *v* Vaginula; *h* Haustorium; *w* Wasserbauch.

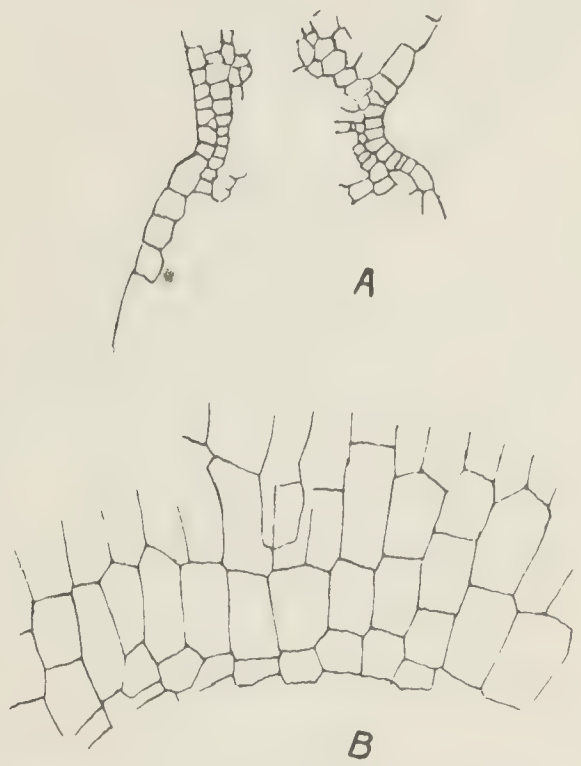


Fig. 7. Funaria hygrometrica. *A* Längsschnitt durch die Abrißstelle der Haube. *B* Unterste Partie des Wasserbauches.

Dies ist zugleich die Abrißstelle der Haube, die erstens durch die Einschnürung unter dem großen „Wasserbauch“ [1]), zweitens durch die Bildungsstelle von Wimpern, drittens durch ein kleinzelliges, meristematisches Gewebe unter demselben gekennzeichnet ist, das vom interkalaren Wachstum der Haube herrührt. Dieses meristematische Gewebe, das auch bei Moosen ohne so charakteristische Einschnürung und Wasserbauch zu erkennen ist, erleichtert das Abreißen ähnlich der Korkregion, die den Blattfall der höheren Pflanzen vorbereitet. Die Abrißstelle ist also vorgebildet.

---

1) Vgl. Goebel, Organographie, pag. 371 und Flora 1895, pag. 474.

Wo ein Wasserbauch vorhanden ist, wie bei Campylopus und besonders Funaria, da kommt ihm die wichtige physiologische Funktion zu, dem Embryo zu Zeiten von Trockenheit Wasser zukommen zu lassen. Ein Versuch sollte zunächst beweisen, ob der ausgetrocknete Wasserbauch imstande sei, von außen Wasser aufzunehmen. Es wurde ein Funariarasen, der aus jungen Sporogonen verschiedener Größe mit wohlgefüllten Wasserbäuchen bestand, unbedeckt über Nacht stehen gelassen. Am anderen Morgen war die Erde ganz ausgetrocknet, die Pflänzchen eingeschrumpft. Die Untersuchung der Wasserbäuche ergab, daß das Wasser aus ihnen völlig geschwunden war, doch war auch kein Luftgehalt zu konstatieren, vielmehr war der Hohlraum unter Faltenbildung der Bauchwand eingefallen. Der Rasen wurde nun wieder angefeuchtet und war am folgenden Morgen ganz frisch, die Wasserbäuche waren straff gefüllt.

Bei der Austrocknung muß natürlich eine Menge Wasser aus dem Bauch verdunsten. Ein Teil aber ist sicher vom Embryo aufgenommen worden. Es ließ sich beweisen, daß der Embryo gerade auf der Höhe des Wasserbauches besonders aufnahmefähig für Wasser ist, wozu folgender Versuch angestellt wurde: Isolierte Embryonen wurden in eine verdünnte Lösung von Eisenchlorid getan und nach einer halben Stunde in Ferrocyankali übertragen. Der blaue Niederschlag bildete sich nur an der Stelle, wo der Embryo vom Wasserbauch umgeben war.

Der Wasserbauch setzt seine Funktion als solcher auch nach dem Abreißen der Haube fort. Auch bei gestreckten Sporogonen findet man den Wasserbauch, der unten die Kapsel eng umschließt, mit Wasser gefüllt.

Die Bedeutung der Mooshaube.

Die Bedeutung der Laubmooshaube als Schutzorgan des jungen Sporogons hat man schon längst erkannt. Es ist ja auch das nächstliegende, daß man einem Pflanzenteil, der organisch nicht mehr mit der ganzen Pflanze in Verbindung steht, der aus abgestorbenen, oft verdickten Zellen besteht, und der sich in so charakteristischer Weise über ein im Wachsen begriffenes Gebilde stülpt, vor allem schützende Funktionen zuschreibt. Hier liegt im Grunde genommen nichts anderes vor, als die Bedeutung, die die Nebenblätter vieler Ficus-Arten u. a. haben, die zu einer Tüte zusammengerollt, die jungen noch nicht entfalteten Blätter umgeben, und später als abgestorbene Teile von ihrer Basis abgehoben werden.

Jedoch ist in der Ausbildung der Mooshauben eine große Mannigfaltigkeit zu bemerken, und im Zusammenhang damit ist auch die Rolle, die sie als Schutz des Sporogons spielen, eine sehr verschiedene. Die einen Moose besitzen stark entwickelte Hauben, die bis tief unter die Kapsel hinabreichen, rings herum gleichmäßig aus mehreren Schichten stark verdickter Zellen bestehen und lange Zeit über die Kapsel gestülpt bleiben. Als markantester Typus dieser Kategorie ist die Gattung Encalypta (Fig. 8) zu nennen. Die anderen Moose tragen Hauben, die sich, seit sie von der Vaginula losgetrennt wurden, nicht mehr viel entwickelt haben. Sie bestehen nur noch aus wenigen Zellschichten, die durch das Absterben und das damit verbundene Austrocknen — also rein passiv — eine etwas größere Resistenz erlangt haben. Den an Dicke zunehmenden Sporogonen waren sie nicht imstande zu folgen und werden daher einseitig oder an mehreren Stellen aufgeschlitzt,

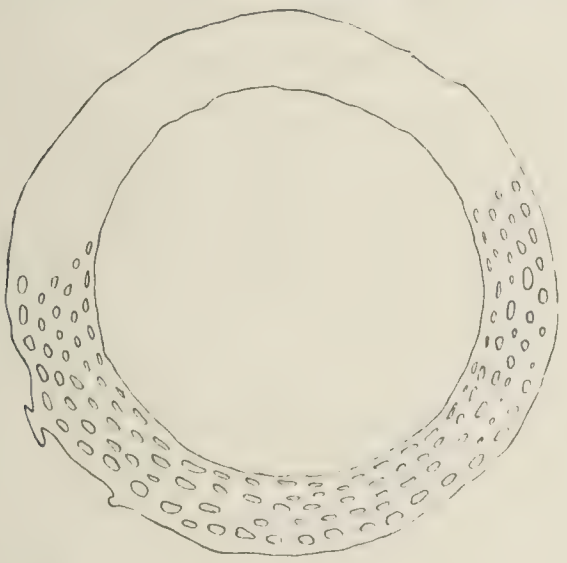


Fig. 8. Encalypta vulgaris. Haubenquerschnitt.

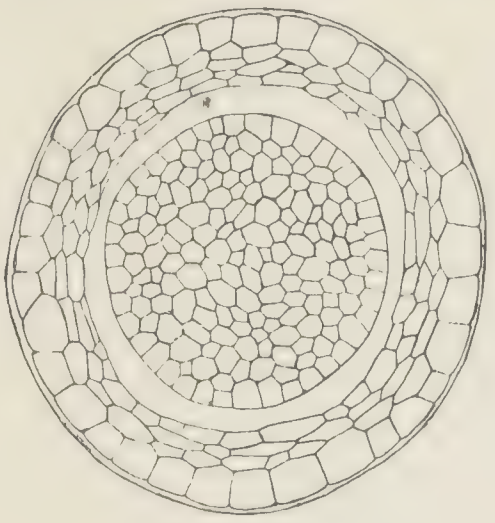


Fig. 9. Funaria hygrometrica. Querschnitt durch ein junges Sporogon.

womit oft auch ein frühzeitiges Abfallen herbeigeführt wird. (Beispiele und Modifikationen dieser verschiedenen Typen werden sich aus den Untersuchungen einzelner Moosgruppen ergeben.) Wenn eine solche Haube auch noch lange an der Kapsel bleibt, so spielt sie doch kaum mehr eine Rolle, da sie oft nur noch den geschnäbelten Deckel umhüllt. Dieser Schnabel ist übrigens oft von Bedeutung als Anheftungsstelle der Haube, und bei Encalypta z. B., wo schon in jungen Stadien ein Zwischenraum zwischen Kapselwand und Haube vorhanden ist, so daß diese bei einer leichten Erschütterung abfallen müßte, kostet es doch einige Mühe sie abzuheben, da sie in dem lang geschnäbelten Deckel eng anliegt, und oft gelingt es nicht, ohne den Schnabel zu verletzen. In vielen Fällen wird dann auch die Haube gleichzeitig mit dem Deckel abgeworfen, und hat dann also als Schutz der Sporen — wirksam oder nicht — bis zu deren Aussaat sich beteiligt.

Experimentell ist man aber, soviel ich weiß, dieser physiologischen Bedeutung der Haube nicht nachgegangen. Und doch ist es von Wichtigkeit zu untersuchen, inwiefern die innere und äußere Ausbilduug der Haube mit der Erfüllung ihrer Aufgabe übereinstimmen. Zu diesem Zweck wurden einige Versuche angestellt, die im folgenden beschrieben seien:

I. Tortula muralis.

Am 14. September wurden an fünf Exemplaren von T. muralis die Hauben entfernt. Die Sporogone hatten eine Länge von 8—10 mm, ihre Kapselteile waren noch vollkommen embryonal, ohne eine Spur von Dickenzunahme; die Hauben waren häutig und gebräunt. Bei zweien wurde bei dieser Operation die Spitze des Sporogons abgerissen. Doch wurden sie trotzdem in der Kultur belassen. Am 21. Februar wurden weitere Exemplare enthaubt, ohne sie zu verletzen.

Fig. 10. Tortula muralis. *A* Junges Sporogon, seit 4 Tag. enthaubt; *B* ein normales von gleichem Alter.

Fig. 11. *A* Sporogon seit 6 Tagen enthaubt; *B* normales von gleichem Alter.

Am 25. Februar wurde ein Sporogon, das seit 4 Tagen enthäubt war, gezeichnet (Fig. 10 *A*) und daneben zum Vergleich ein gleichalteriges, normal mit Haube gewachsenes (Fig. 10 *B*). Bei beiden ist der Kapselteil schon differenziert: er besteht aus kleinzelligem meristematischem Gewebe, das reich an Chlorophyll ist. Im optischen Längsschnitt bemerkt man zwei dunkle Längsstreifen — die sporenbildende Schicht. Das Gewebe der Seta und des Deckels ist an den prosenchymatisch gestreckten, chlorophyllarmen Zellen leicht zu erkennen. Die Zellen des Deckels sind schon scharf rechts gedreht, entsprechend der späteren Drehung der Peristomzähne. Doch ist diese Differenzierung beim Enthaubten viel weiter vorgeschritten. Besonders ist der Unterschied in der Dickenzunahme auffallend. Während das normal gewachsene noch gleichmäßig gegen die Spitze verjüngt ist, und die Dicke der Seta noch nirgends überschreitet, ist beim Enthaubten der Kapselteil bis aufs Doppelte angeschwollen. Auch bei den normalen sind schon Spaltöffnungen angelegt, bei den enthaubten aber sind sie schon zu voller

Entwicklung gelangt, und daß am Morgen oft große Wassertropfen an den Kapseln hingen, obgleich die Kultur nur mäßig feucht gehalten wurde, beweist, daß sie schon funktionsfähig sind. Die normalen dagegen enthielten zwischen Kapsel und Haube nur Luft.

27. Februar: Die enthaubten Sporogone entwickeln sich gut weiter. Die Kapsel ist gleichmäßig dick, ein Annulus hat sich ausgebildet, bei einem ist die Spitze des Deckels etwas gebräunt — gleichfalls ein Zeichen vorzeitiger Reife. Wieder werden zwei gleichalterige — ein normales und ein enthaubtes — gezeichnet (Fig. 11 *A* u. *B*). Auffallend ist bei beiden der große Fortschritt in der Entwicklung während der letzten zwei Tage. Noch weitere drei Sporogone werden enthaubt.

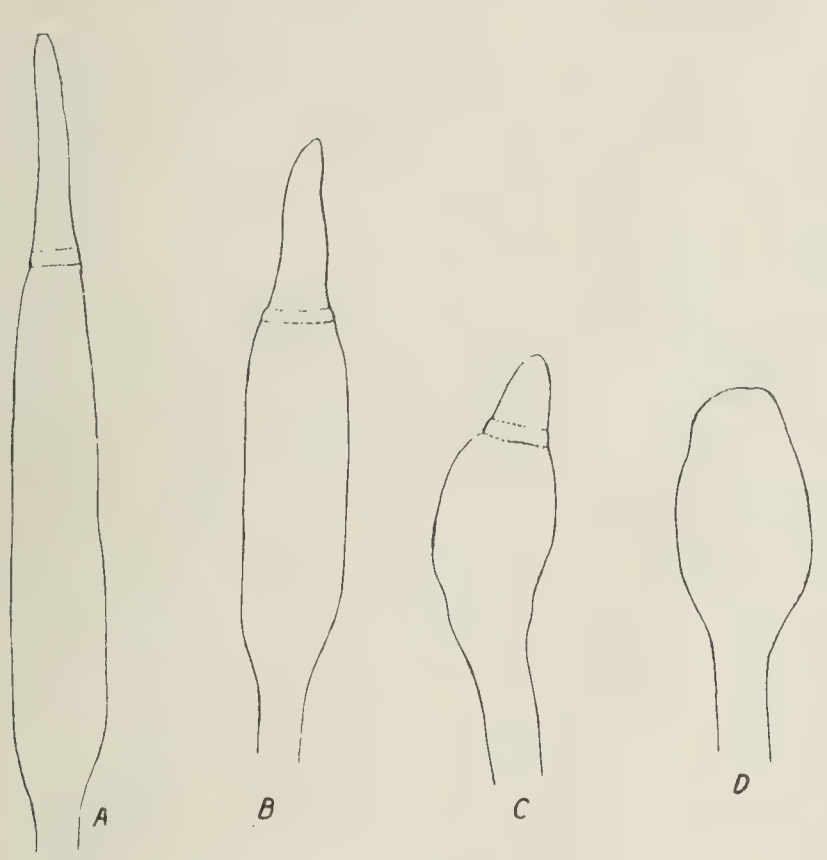


Fig. 12. Tortula muralis. *A* Normales Sporogon von gleichem Alter wie die folgenden; *B* Sporogon, seit 18 Tagen enthaubt; *C* und *D* Sporogon, seit 21 Tagen enthaubt.

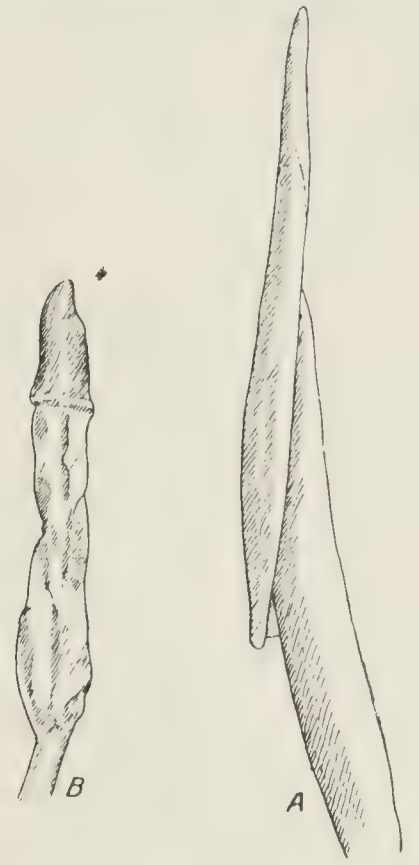


Fig. 13. Tortula muralis. *A* Normales Sporogon; *B* Sporogon, seit $1^1/_2$ Monaten enthaubt.

4. März: Alle enthaubten vom 21. und 27. Februar entwickeln sich gut. Die älteren sind den jüngeren um einiges voraus, besonders sind die Deckelspitzen schon stark gebräunt und das Grün der Kapsel ist nicht mehr ganz rein. Sie sind unförmlich dick und haben eine abenteuerliche Gestalt, so daß die Haube geradezu als Form zu wirken scheint (Fig. 12).

Von den am 18. Februar enthaubten und verletzten hat sich das eine vollständig ohne Deckel weiterentwickelt, ist jedoch sehr kurz und dick geworden.

27. April: Alle Sporogone sind stark gebräunt und scheinen ihre endgültige Größe erreicht zu haben. Eine normale Kapsel (Fig. 13 *A*) maß 4 mm, wovon 1 mm auf den Deckel entfällt, den die Haube noch um 1 mm überragt. Doch enthielten sie noch keine reifen Sporen. Keines von den normalen hatte noch seine Haube abgeworfen, obgleich sie jetzt kaum mehr von Bedeutung sein konnte. Von den enthaubten unterscheiden sie sich auch durch die gedrehte Seta der letzteren, eine Erscheinung, die erst mit der Reife eintritt. Am besten sehen noch die jüngst enthaubten aus, doch auch sie sind stark geschrumpft und enthalten keine keimfähigen Sporen. Die enthaubten älteren Datums sind tot (Fig. 13 *B*). Die Kultur war während der Osterferien nicht vor Schimmel zu bewahren gewesen, der besonders die Sporogone befallen hat. Doch haben ihm die enthaubten viel geringeren Widerstand entgegensetzen können als die normalen, von denen eine Sporenreife noch zu erwarten wäre.

II. Encalypta vulgaris.

Am 4. März wurden mehrere Sporogone enthaubt. Die Haube umschließt den Schnabel des Deckels äußerst fest; es war daher nur selten möglich, die Haube abzuziehen ohne den Deckel zu verletzen. Die Sporogone hatten schon eine beträchtliche Dicke erreicht, die das vier- bis fünffache der Seta betrug. Spaltöffnungen waren schon ausgebildet, der Deckel durch seine Chlorophyllosigkeit scharf gegen die Kapsel abgesetzt. Gebräunt war jedoch noch kein Teil. Es waren also Kapseln, die ihre endgültige Größe schon erreicht hatten, die nur noch auf den Vollzug der Sporenreife hin geprüft werden sollten.

Am 16. März waren alle enthaubten Exemplare von Pilzen infiziert. Pilzhyphen waren im Innern des Sporogons, besonders deutlich im Deckel zu sehen, traten aber auch heraus.

28. März: Die meisten enthaubten haben ihre Entwicklung eingestellt. Andere hatten es zu einer Sporenreife gebracht und unterschieden sich weder durch die Größe der Sporen noch der Kapsel wesentlich von den normalen. Nur der Deckel war bei ihnen regelmäßig geschrumpft. Daß die enthaubten es zu einem relativ günstigen Resultat gebracht haben, erklärt sich wohl daraus, daß sie schon weit in der Entwicklung vorgeschritten waren, als der Versuch begonnen wurde; zweitens, daß die Kultur andauernd feucht gehalten wurde. Wären jüngere Sporogone zum Versuch verwendet worden, so hätte das Entfernen der so kräftigen Haube sicher tiefgreifende Folgen gehabt.

III. Polytrichum juniperinum.

Am 5. März wurde ein Rasen von Polytrichum juniperinum zur Kultur angesetzt. Die Sporogone waren noch alle sehr jung; die meisten hatten die Haube an der Basis noch nicht abgerissen, und von einer Verdickung des Kapselteiles ist noch keine Spur zu bemerken. Die Haube haftet sehr fest am Sporogon, nur bei dreien gelang die Enthaubung ohne Verletzung.

17. März: Die enthaubten haben sich weniger gestreckt als die normalen. Sie haben unregelmäßige Krümmungen ausgeführt. Unter der Spitze sind sie ein wenig angeschwollen; offenbar entwickelt sich nur der oberste Teil der sporenbildenden Schicht zu Sporen. Am gleichen Tage wurde bei einem Sporogon der Haarbesatz der Haube entfernt.

27. April: Fast alle normalen Sporogone haben sich sehr gut entwickelt, ebenso das Exemplar, an dessen Haube die Haare entfernt waren, obgleich die an ihm belassene häutige Haube sehr klein ist und nur eine Seite des Deckels schützt, während die ganze Kapsel bloß liegt. Dennoch ist sie vom selben blassen Grün geblieben, wie die vom Haarmantel geschützten; die Sporen sind noch ganz unreif. Dagegen hat sich von den drei völlig enthaubten nur eines entwickelt. Die Seta ragt nur ca. 1 cm über den Perichaetialblättern empor und ist unregelmäßig gekrümmt. Die Kapsel ist ungefähr $1^1/_2$ mm lang und ebenso dick, von kugeliger Gestalt, stark geschrumpft, in der Farbe jedoch von den normalen nicht verschieden. Der Deckel stumpf und grün, ein Halsteil nicht entwickelt. Unter der Kapsel ist die Seta verdorrt, so daß auf eine weitere Entwicklung nicht zu rechnen ist. Das Sporogon wurde abgeschnitten und zu mikroskopischer Untersuchung verwandt. Hierbei zeigte sich, daß nur der obere Teil der Kapsel einen wohlausgebildeten Sporensack mit Sporen enthielt, im unteren Teil war das Gewebe wenig differenziert. Querteilungen waren dicht auf einander gefolgt, doch hatten sich die Zellen nicht gestreckt. Daher rührte die geringe Längsausdehnung der Kapsel, das Fehlen des Halses und die Kürze der Seta. Auch im stumpfen Deckel machten sich auffallende Rückstände bemerkbar: so war das Peristom nur andeutungsweise vorhanden.

Aus diesen angeführten Versuchen geht hervor, daß die Haube nicht allein als Schutzorgan gegen Austrocknen wirksam ist, denn diese Gefahr ließe sich durch feuchtgehaltene Kulturen beseitigen, sondern daß sie das Sporogon auch vor einer Reihe anderer Schädigungen bewahrt. So sahen wir, daß die ebenmäßige, schlanke Gestalt, die die

Haube den Tortulakapseln aufprägte, verloren ging, wenn wir sie ohne diese „Form“ wachsen ließen. Einer Infektion durch Pilze, die sich gerade bei feuchtgehaltener Kultur nicht vermeiden ließ, waren die enthäubten Sporogone in höherem Maße ausgesetzt als die anderen, ja einmal fand ich sogar zwei Milben, die sich an der Spitze der zarten Tortulasporogone festgesetzt hatten, deren schädliche Wirkung aber nicht weiter ausgeprobt wurde.

Zweitens trat aus diesen Versuchen der Unterschied im Verhalten ungleich starker Hauben hervor. Die kleinen dünnhäutigen Tortulahauben konnten schon in frühen Stadien entfernt werden, ohne daß in der Entwicklung der Sporogone und in der Sporenreife so tiefgreifende Veränderungen stattfanden, wie wir sie bei Encalypta sahen. Deren Haube ist aber auch von anderem Bau, die Zellen liegen in mehreren Schichten, sind stark verdickt und die ganze Haube reicht viel tiefer unter die Kapsel hinab. Trotzdem wir die Hauben in einem sehr vorgerückten Stadium enthäubten, konnten sie sich nicht zu Ende entwickeln.

Von besonderem Interesse ist die Art, wie das Sporogon auf einen solchen Eingriff reagiert. Überall sahen wir eine Notreife der Sporen eingeleitet. Die Verkürzung der Kapseln von Tortula und Polytrichum kommt dadurch zustande, daß alle verfügbaren Nährstoffe dem am weitesten vorgeschrittenen Teile der sporenbildenden Schicht, d. i. dem obersten, zugeführt werden. Alles weniger wesentliche, die Seta, der Hals, das Peristom, wird mehr oder minder preisgegeben; verlustig gegangene Deckel werden nur soweit ersetzt, als zum Verschluß der Wunde notwendig ist. Mit um so größerer Beschleunigung aber geht die kleine Menge Sporen der Reife entgegen. Daher dies Vorauseilen der enthäubten Sporogone gegenüber den normal wachsenden. Trotz alledem ist die Reife nicht gesichert und oft genug gehen solche Sporogone vorher zugrunde.

Von besonderem Interesse sind diejenigen Mooshauben, welche irgendwelche Anhangsgebilde an ihrer Oberfläche entwickeln. Da man unter „Haaren“ im engeren Sinne nur aus Epidermiszellen hervorgegangene Bildungen zu verstehen gewohnt ist, die Mooshauben aber keine ausgeprägte Epidermis besitzen, so läßt sich in unserem Falle diese Benennung nur in erweitertem Sinne gebrauchen. Hierzu aber haben wir volles Recht, da sich die Haubenhaare der Moose in anatomischer wie physiologischer Hinsicht den Haaren der höheren Pflanze völlig ähnlich verhalten.

Bezüglich der morphologischen Bedeutung der Haare hat Goebel die Meinung ausgesprochen, sie seien Protonemafäden begrenzten Wachstums. Dafür spricht erstens, daß sich unter Umständen aus manchen Haaren ganz normales Protonema entwickeln kann, so bei Conomitrium Julianum, wo dies geradezu eine Art der Fortpflanzung bedeutet, ferner bei Mnium orthorhynchum, bei dem Correns eine Protonema bildende Haube fand. Zweitens spricht hierfür die von Goebel festgestellte Ähnlichkeit des Polytrichaceenfilzes mit Rhizoiden, die sich z. B. in schief gestellten Querwänden äußert.

Eine Homologie läßt sich überhaupt zwischen allen haarartigen Bildungen der Moospflanze durchführen. Die blattachselständigen Haare (Chaetomitrium, Eriopus) sind den Paraphysen der Blüte am nächsten verwandt, sie haben mit ihnen auch die Funktion der Schleimabsonderung gemein. Diese ist genau beschrieben für Diphyscium, doch ist sie auch bei anderen Moosen mit großen Blüten und zahlreichen Paraphysen nicht zu bezweifeln. So fand ich bei Mnium undulatum (Fig. 14) den Raum zwischen den Blättern und Paraphysen von einem Schleim angefüllt, der sich mit Safranin gut färben ließ. Zwischen den Paraphysen und den Haarbildungen am jungen Epigon fand ich bei manchen Arten alle Übergangsformen, und die Längsteilungen, die viele typische Haubenhaare aufweisen, finden wir auch bei manchen Paraphysen, so z. B. bei Dawsonia. Viele Paraphysen sind durch eine bis drei dünnwandige gebräunte Basalzellen ausgezeichnet (Fig. 19), die aber gleichfalls kein ausschlaggebendes Charakteristikum sind, da die Haubenhaare von Psilopilum Ulei dasselbe Merkmal tragen (Fig. 22 *A*). Zwischen den Paraphysen und den Haubenhaaren besteht bei vielen Moosen allerdings ein scharfer Unterschied. Bei manchen aber sind die Grenzen der einen wie der anderen verwischt, sie gehen in einander über. Bei einem jungen Sporogon, dessen Haube noch nicht von der Vaginula abgelöst ist, ist ja meist der Entstehungsort beider Arten von Haargebilden derselbe. Die Haube wird nur zum geringsten Teil aus dem Archegoniumbauch gebildet, den größten Anteil nimmt an ihr der Fuß, der durch das sich einbohrende Haustorium zum Wachsen angeregt wird. Die mit heraufziehenden Paraphysen gehen meist zugrunde, sonst kämen viele über die Abrißstelle zu stehen und wir könnten sie an der fertigen Haube wieder-

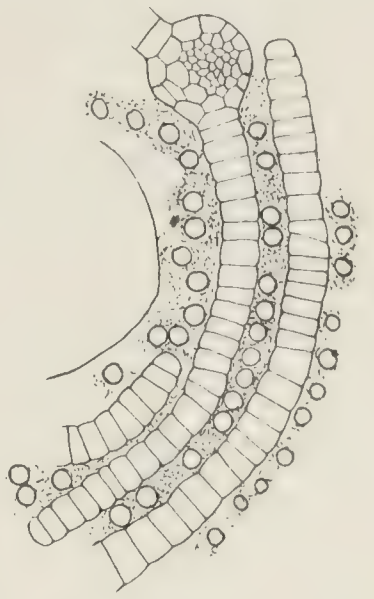


Fig. 14. Mnium undulatum. Schleimabsondernde Paraphysen.

finden. Kommt es doch ausnahmsweise vor, daß sogar unbefruchtet gebliebene Archegonien mit der Haube in die Höhe gehoben werden; so fand ich eins bei Chaetomitrium horridulum, das in halber Höhe der Haube stand (Fig. 22 *C*).

Meist sind die Haare freilich eine Neubildung, die erst kurz vor dem Abreißen der Haube ihren Anfang nimmt. Die ersten Entwicklungsstadien sind denn auch von denen der Paraphysen, Achselhaare usw. verschieden, da letztere aus einem bis dahin unverändert embryonal gebliebenen Gewebe hervorgehen, die Haubenhaare dagegen aus Zellen entstehen, die schon den Charakter eines Dauergewebes angenommen hatten. Es sollen nun einige Gruppen, die in dieser Hinsicht von Interesse sind, in bezug auf die Entwicklung, Morphologie und physiologische Bedeutung ihrer Haare besprochen werden.

IV. Orthotrichaceae.

Der große Verwandtschaftskreis der allermeistens baum- und felsbewohnenden Orthotrichaeceen läßt sich in zwei Gruppen scheiden, die Zygodonteae und Orthotricheae. Eines der wesentlichen Unterscheidungsmerkmale ist die kappenförmige Haube (Calyptra cuculliformis) der einen, die mützenförmige (mitraeformis) der anderen. Diese Einteilung, deren sich auch die Systematik bedient, hat sich als unhaltbar herausgestellt, da Moose mit kappenförmiger Haube unzweifelhaft zu den Orthotricheen gehören; doch für unsere Zwecke ist diese Einteilung wohl verwendbar. Dieses Einteilungsmerkmal wird durch ein anderes begleitet, nämlich dem der Behaarung der Haube, indem die kappenförmigen alle nackt, die mützenförmigen (mit wenigen Ausnahmen) behaart sind. Ein vermittelndes Glied zwischen beiden Untergruppen stellt Drumondia dar. Deren Haube ist anfangs glockenförmig und am Rande mehrfach geschlitzt, ähnlich wie bei den Macromitrien. Später reißt sie an einer Seite auf, und ist somit in die Reihe derer zu stellen, die sich nicht dem einen oder dem anderen Typus unterordnen lassen. An der Spitze ist die Haube durch vorgestülpte Zellen rauh; dies leitet uns über zu den nun folgenden großen Gattungen: Orthotrichum, Ulota, Macromitrium. Erstere beiden sind Bewohner der gemäßigten Zone, in den Tropen werden sie durch die artenreichen Macromitrien vertreten.

Orthotrichum und Ulota sind nah verwandte Gattungen. Die schwächere Behaarung der einen, die stärkere der anderen ist kein durchgreifendes Merkmal, zumal die Ausbildung der Haare bei beiden übereinstimmend ist. Bei wenig behaarten finden wir einfache Zell-

reihen, die nicht einmal immer verdickt sind. Bei der höchst behaarten gehen die Zellreihen allmählich in Zellflächen und sogar Zellkörper über mit mächtig verdickten Wänden und zäpfchen- und zahnförmigen Hervorragungen in der Nähe der Scheidewände. Die Haare sind aber nach aufwärts gerichtet oder liegen der Haube an; nur bei den stärkst behaarten und eben von der Vaginula losgerissenen Hauben krümmen sich die untersten Haare abwärts und schützen die bloßgelegten Teile des jungen Sporogons.

Fig. 15. Orthotrichum. *A* Junges Sporogon im Querschnitt; *B* Querschnitt durch einzelne Haare.

Am befruchteten Archegonium beginnen sich sehr bald mehrere Längsrippen zu bilden (Fig. 16 *A*), die in ihrer Anlage schon vorhanden sind, während von Haaren noch keine Spur zu bemerken ist. Doch auch diese nehmen ihren Ursprung in einem sehr frühen Stadium,

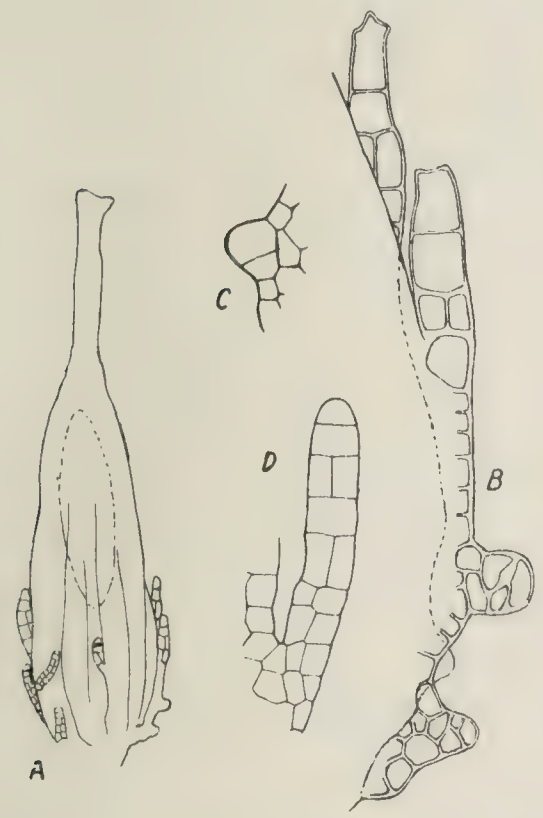


Fig. 16. Orthotrichum. *A* Junges Sporogon mit Haaranlage; *B* ein Teil desselben vergrößert; *C*, *D* Haaranlagen.

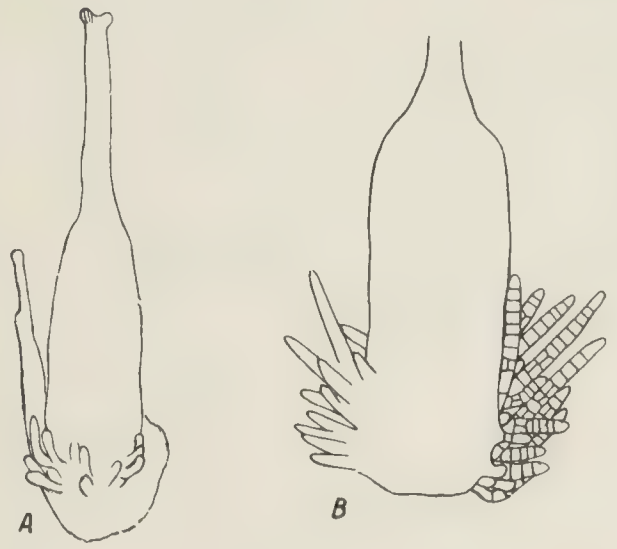


Fig. 17. Orthotrichum speciosum. *A* Junges Sporogon; *B* älteres Stadium.

wenn der Embryo erst aus drei bis vier Zellen besteht. Die Haaranlagen stehen auf den Rippen des Epigons und schreiten in ihrer Entwicklung von oben nach unten, in basipetaler Reihenfolge, fort, was mit dem Wachsen der Calyptra in der untersten Region, in der Nähe der künftigen Abrißstelle zusammenhängt. Die Haare beginnen mit einer zweischneidigen Scheitelzelle. Eine Zelle der Haube schwillt

mammillenartig an und teilt sich durch eine schräge Wand. Die zweite Scheidewand trifft nahezu senkrecht auf die erste, die dritte auf die zweite. Doch verliert dieser Vorgang bald seine Regelmäßigkeit. Einerseits finden in den unteren abgetrennten Segmentzellen wiederholt sekundäre Teilungen statt, die den Verlauf der primären Wände undeutlich machen; andererseits geht am Scheitel die segmentale Teilung bald in eine einfache Querteilung, senkrecht zur Längsachse des Haares, über. Die auf diese Weise entstandenen zylindrischen Zellen teilen sich dann gewöhnlich noch durch Längswände. Die heranwachsenden Haare verdicken sehr stark ihre Wände und bilden an den Spitzen Papillen. Fig 16 *A* stellt ein weniger stark behaartes Orthotrichum dar, das sich zur Untersuchung der Entwicklung besser eignet als die dichtbehaarten, wie z. B. O. speciosum, von dem Fig. 17 *A* ein junges Sporogon, Fig. 17 *B* ein vorgeschritteneres wiedergibt.

Die Rippen haben unterdessen mächtig zugenommen (Fig. 15), die Zahl kann bis zu 17 ansteigen, sie bestehen aus mehreren Zellschichten, können sich an der Kante abflachen und sogar in Nebenrippen teilen. In die Furchen zwischen ihnen drängen sich die Haare, die, wie der Querschnitt zeigt, acht Zellen starke Körper darstellen können. Es ist auf diese Weise ein Apparat mit starker kapillarer Wirkung hergestellt. Die innerste Schicht des Epigons bildet keine scharf umschriebene Grenze. Einige dünnwandige Zellen ragen in das Lumen vor, in dem der Embryo liegt, andere haben sich ganz aus dem Zusammenhang gelöst. Es ist dies ein Vorgang, wie wir ihn bei den meisten Moosen wiederfinden. Wir sahen früher, daß die Wand des Archegonienbauches sehr stärkereich ist, und sprachen die Vermutung aus, diese Stärke diene dem Embryo als Nahrung. Nun sehen wir, daß nicht allein die Stärke aufgebraucht wird, sondern das ganze innere Gewebe der Haube vom Embryo nach und nach resorbiert wird. Von den 8—10 Schichten des Epigons (exklusive Rippen) bleiben in der erwachsenen Haube nur die drei bis vier äußersten. Die Destruktion dringt bis in die Rippen vor, die ausgehöhlt und in Falten verwandelt werden, wie wir sie so typisch an den Orthotrichaceenhauben wiederfinden. Diese Einrichtung ermöglicht es zugleich der Haube mit dem in die Dicke wachsenden Sporogon Schritt zu halten. Die Falten werden auseinander gezogen und die Haube bedeckt nach wie vor die Kapsel ohne einzureißen.

---

1) Siehe auch P. G. Lorentz, Studien über die Moosarten: Orthotrichum Schubartianum Ltz., Campylopus Mülleri Ltz. und Weissia zonata Brid. Verhandl. der k. k. zool.-bot. Gesellsch. in Wien 1867.

Die hohlen Falten sind bemerkbar, noch ehe die Haube sich von der Vaginula loslöst. Man findet die Höhlungen mit Wasser angefüllt, das bei einsetzender Trockenheit verdunstet und durch Luftblasen ersetzt wird. Läßt man dann wieder Wasser zutreten, so wird es von den anliegenden Haaren kapillar festgehalten, die Haube saugt es auf und bald schwinden die Luftblasen wieder. Auch die Zellen der Haare selbst können, obgleich sie schon tot und bei Trockenheit lufthaltig sind, sich wieder mit Wasser füllen. Hier läßt sich also die Funktion der Haare ohne weiteres durch die Beobachtung feststellen. Bewiesen sind hiermit die Beziehungen zwischen Behaarung und Feuchtigkeit jedoch noch nicht. Dies läßt sich auf zweierlei Wegen machen: erstens mittels des Experimentes, zweitens durch Vergleichung der verschiedenen Orthotrichum-Arten. Außer der Feuchtigkeit spielen natürlich noch viele andere Faktoren mit: von außen her z. B. Beleuchtung und Substrat, die in der ganzen Pflanze schon Veränderungen hervorgerufen haben können, weshalb außer den allgemeinen Standortsverhältnissen auch der ganze vegetative Pflanzenkörper zu untersuchen sein wird.

1. Um die Beeinflussung der Behaarung durch die Feuchtigkeit der Umgebung experimentell zu prüfen, wurde ein Rasen des stark behaarten Orthotrichum speciosum auf einem Stück Torf unter einer Glasglocke kultiviert, wobei für große Feuchtigkeit gesorgt wurde. Derartige Versuche haben jedoch im ganzen nur wenig Aussicht auf Erfolg. Es sind sehr wenig plastische Elemente mit denen experimentiert wird, Elemente, die frühzeitig ihre Entwicklung beenden, nachdem sie bis dahin unter verschiedenartigen Schutzvorrichtungen gestanden haben, die sie äußeren Einflüssen so gut wie unzugänglich machten. Die meisten Moose können außerdem eine dauernde Veränderung der äußeren Bedingungen nicht ertragen, auch wenn sie in der Natur den größten Schwankungen zwischen trocken und feucht Stand halten. Diejenigen Baum- und Felsbewohner, von denen dies besonders gilt, haben andererseits so vollkommene Schutzvorrichtungen ausgebildet, daß derartige experimentelle Eingriffe kaum von Einfluß sein können. Das Orthotrichum, mit dem im Herbst der Versuch angestellt wurde, besaß noch ganz junge Sporogone, an denen größtenteils noch keine Haare angelegt waren. Als erschwerender Umstand kam noch hinzu, daß es gerade während des Winters feucht gehalten werden mußte, einer Zeit, die in der Natur von großer Trockenheit begleitet ist. Das Resultat war denn auch ein wenig zufriedenstellendes. Die meisten Äste der Pflanze wurden braun und gingen ein. Es sproßten aber am Rande des Rasens neue Ästchen mit etwas entfernt gestellten Blättern,

doch von freudig grüner Farbe. Von den jungen Sporogonen brachte es nur ein einziges zu voller Entwicklung. Zahlenmäßig konnte an seiner Haube die Abnahme der Behaarung nicht festgestellt werden; im Vergleich mit normalen Hauben fiel sie aber doch auf, auch waren die Zellwände der Haare nicht so verdickt.

2. Vergleich der Orthotricha untereinander.

A. Cryptopora.

O. anomalum. Sporogon relativ lang gestielt, bis zu 4 mm. Das längste bei Orthotrichum vorkommende. Diese exponierte Lage der Kapsel macht die stärkere Ausbildung des Assimilationskörpers erklärlich, namentlich die dicht papillösen Blätter. Ebenso die Haube, die nach Limpricht zwar mit „spärlich und wenig papillösen Haaren" bedeckt sein soll, die ich jedoch recht stark entwickelt fand. Standort vorzugsweise an Felsen, exponiert.

O. saxatile wurde trotz des doppelten Peristoms des einen und einfachen des anderen lange Zeit als Varietät von O. anomalum angesehen. Im Habitus stimmen die beiden Arten sehr überein, weshalb sie sich zu einem Vergleich besonders eignen. Dem noch trockneren Standort (nur kalkhaltige Gesteine) entsprechend, hat sich die Seta auf 3 mm verkürzt, die Behaarung der Haube hat aber eher abgenommen.

O. cupulatum und O. nudum wurden früher ebenfalls als eine Grundform angesehen und O. nudum als var. riparium von O. cupulatum betrachtet. Die Haube der Hauptform selbst ist nur spärlich behaart; die Varietät, eines der wenigen Orthotricha [1]), die untergetaucht oder wenigstens an überrieselten und nassen Felsen wächst, hat nackte Hauben oder nur ganz wenig behaarte. Wahrscheinlich ist hier die Haube im Gegensatz zur Mehrzahl der anderen Arten dieser Gattung flüchtig, was bei den abweichenden Standortsverhältnissen leicht verständlich wäre. Jedenfalls fand ich unter dem Herbarmaterial keine Hauben. Ebenso wie beim vorher genannten Paar hat auch hier die Form vom trockneren Standort eine kürzere Seta als die vom feuchteren.

O. urnigerum und das nahe verwandte O. Schubartianum sind Formen, die von der allgemeinen Regel eine Ausnahme machen. Obgleich für sie ein schattiger Standort angegeben wird, tragen Blätter und Haube, ja sogar die Vaginula, xerophilen Charakter, O. Schubartianum ist dicht behaart.

O. perforatum macht mit seiner mäßig behaarten Haube gleichfalls eine Ausnahme, doch sind die Blattzellen wenig verdickt.

1) Siehe auch O. rivulare.

O. diaphanum. Obwohl die Haube nur wenig behaart oder nackt ist, trägt der Assimilationskörper ausgeprägte xerophile Merkmale — das bei den einheimischen Orthotricha nicht häufige Glashaar. Vielleicht ist diese Schutzvorrichtung, die in anderen Verwandtschaftskreisen sehr häufig ist (Grimmia, Rhacomitrium, Hedwigia, Barbula), durch die frühe Fruchtzeit dieses Mooses zu erklären. Während nämlich die meisten Orthotricha ihre Sporen im Sommer zur Reife bringen [1]), ist dies bei O. diaphanum schon im April oder Mai der Fall und die Entwicklungsdauer demgemäß eine beschleunigte (12—14 Monate gegen durchschnittlich 17 der anderen). Da hier hauptsächlich das Sporogon das schutzbedürftige Organ ist, so würde man gerade hier eine stark behaarte Haube erwarten können. Doch da die Kapsel tief in den Blätterschopf eingesenkt ist, so mag der Schutz, den die Glashaare gewähren, ausreichen, wenn nicht gar den der Haube übertreffen. Von Varietäten ist die var. aquatica interessant, doch da Exemplare überhaupt sehr selten sind, so konnte ich nicht viel mehr erfahren als was der Name sagt. Die Glashaare der Blätter sind hier kurz.

O. rivulare. Gleich O. nudum eine wasserbewohnende flutende Form. Dementsprechend der ganze Habitus, die stattliche Länge von 2—4 cm, die lockere Beblätterung. Die kurze Seta und eingesenkte Kapsel darf uns hier nicht wundernehmen, es ist das eine Erscheinung, die wir bei den meisten flutenden Moosen wiederfinden (Fontinalis, Cinclidotus u. a.). Die Haube ist, wie nicht anders zu erwarten, völlig nackt.

Die folgenden vier Arten: O. Winteri, pulchellum, leucomitrium und paradoxum sind unter sich nahe verwandt. Alle bilden dichte, niedrige Polster und sind, mit Ausnahme des seltenen O. paradoxum, baumbewohnend. Ihre Hauben sind, wie die meisten aus der Reihe der Cryptopora, nackt.

Ungefähr 10 Arten, die noch zu den Cryptopora gehören, bieten nichts besonderes. Es sind lauter kleine Pflänzchen von polsterförmigem Wuchs, die selten mehr als 1 cm Höhe erreichen. Die Länge der Seta ist übereinstimmend gering, 0,2—0,7 mm. Alle außer zwei alpinen Arten, O. alpestre und Arnellii, sind baumbewohnend. Drei Arten haben schwach behaarte Hauben, alle anderen sind nackt.

---

1) Siehe Grimm, Über die Blütezeit deutscher Laubmoose und die Entwicklungsdauer ihrer Sporogone. Hedwigia 1903.

B. Phaneropora.

Eine ähnliche Mannigfaltigkeit wie unter den Cryptopora herrscht auch in der Gruppe der Phaneropora. Am Habitus oder am Bau der Blätter läßt sich nicht erkennen, ob ein Orthotrichum zu dem einen oder dem anderen gehört. Doch sind, wie wir sehen werden, xerophile Anpassungen häufiger.

O. fastigiatum und affine sind zunächst noch Arten, die sich dem Gesamtcharakter der Gruppe nur wenig nähern. Zwar sind die Blattzellen papillös und ihre Wände verdickt, doch ist die Behaarung der Haube nicht hervorragend stark.

O. rupestre. Blattzellen beiderseits mit Papillen, stark verdickt, bei O. Sturmii außerdem die Blattlamina am Rande und an der Spitze zweischichtig. Bei beiden Arten ist die Haube außerordentlich stark behaart. Die Haare sind durchweg mehrzellreihig, stark papillös und hin und her gebogen.

Am typischsten ist das weit verbreitete O. speciosum ausgebildet. Als Parallelerscheinung geht neben der starken Behaarung der Haube eine verlängerte Seta einher, die auch bei O. rupestre und Sturmii einiges über den Durchschnitt geht. Unter den Cryptopora konnte dies nur bei O. anomalum hervorgehoben werden; bei O. speciosum beträgt die Länge der Seta ungefähr 1,5 mm und ist bei dem nah verwandten O. Killiasii noch größer. Die Verwandtschaft dieses weit selteneren Alpenmooses mit O. speciosum ist, sofern das Peristom maßgebend ist, unzweifelhaft. Der Standort ist aber ein anderer, da es in Felsspalten wächst, „in welche direktes Sonnenlicht nicht eindringen kann“. Dem entsprechend ist die Behaarung der Haube geringer als bei speciosum.

Auch die anderen Arten sind mehr oder weniger behaart; etwas schwächer ist dies bei O. acuminatum, doch ist hier eine kurz gestielte Kapsel zwischen lang zugespitzten Perichaetialblättern verborgen. O. obtusifolium ist die einzige Art, die in manchen Fällen auch nackt vorkommt, sie weicht aber auch in anderer Beziehung vom Haupttypus ab, so daß sie ohne Berücksichtigung bleiben kann.

Die hier angeführten Daten stützen sich außer auf eigene Untersuchungen an Herbarmaterial, besonders auf die Beschreibungen in Rabenhorst's Cryptogamenflora. Die Benützung dieser Angaben halte ich aber für einen Vorzug, denn hierdurch ist jede tendenziöse Subjektivität ausgeschlossen. Über die Deutungen, die ich auf Grund dieser Daten anstelle, kann man freilich verschiedener Meinung sein, für uns ist nur

wichtig, daß sich eine Parallelität in den Erscheinungen konstatieren läßt, die zur Annahme einer Korrelation wohl berechtigt. Als solche ist am auffallendsten die, daß die kryptoporen Arten nackte oder weniger stark behaarte Hauben besitzen, unter den phaneroporen dagegen keine Art vorkommt, die absolut nackt wäre, vielmehr sind es zum Teil sehr stark behaarte Formen. Daß dieses keine Zufälligkeit ist, geht auch aus dem Vergleich mit der nahe verwandten Gattung Ulota hervor. Hier sind alle Arten phaneropor und alle tragen stark behaarte Hauben. Erklären läßt sich diese Tatsache nicht. Offenbar macht der Schutz gegen zu große Transpiration mittels eingesenkter Spaltöffnungen und verengtem Vorhof einen weiteren Schutz, den eine stark behaarte Haube gewähren würde, unnötig. Von dieser letzteren Vorrichtung wird nur dann Gebrauch gemacht, wenn die Spaltöffnungen offen daliegen. Denn daß die Ausbildung der Spaltöffnungen das primäre ist, von dem die Behaarung der Haube als etwas sekundäres abhängt, dürfen wir bei der viel größeren Konstanz der Spaltöffnungen, die auch bei den Varietäten keiner Abänderung unterworfen sind, mit Sicherheit annehmen. Hier vikariiert also die eine Schutzvorrichtung für die andere. Andererseits aber sehen wir oft, daß mit Verstärkung eines Merkmales die Verstärkung eines anderen Schritt hält und dies würde uns zum mindesten ebenso erklärlich scheinen. Warum in unserem Falle das Verhältnis das umgekehrte ist, entzieht sich unserem Verständnis, und wir müssen es mit der Konstatierung der Tatsache genug sein lassen.

Aus den Einzelfällen, sofern sie einen Erklärungsversuch überhaupt zuließen, geht dasselbe hervor, wie aus dem vorhin angeführten Experiment: ein trockener Standort bedingt stärkere Ausbildung der Behaarung, ein feuchter setzt sie herab.

Macromitrium.

Diese große Gattung kommt fast ausschließlich in den Tropen vor. Leider fehlt noch eine eingehende Abhandlung für die ganze Gattung, denn auch die bisher aufgestellten Einteilungssysteme haben sich schon wiederholt als unzureichend erwiesen. In Engler's „Pflanzenfamilien“ richtet sich die Einteilung nach der Verteilung der Geschlechter und dem äußeren Habitus, die Unterabteilungen aber sind auf ganz willkürlich gewählte Merkmale basiert: einmal ist das Peristom ausschlaggebend, wobei neben zwei Abteilungen mit vorhandenem und fehlendem Peristom eine dritte mit „unbekanntem“ Peristom aufgestellt wird; ein anderes Mal sind die Perichaetialblätter und ein drittes Mal

das Verhalten der Blätter in trockenem Zustande das Charakteristikum. Eine genaue Behandlung der javanischen Makromitrien findet man bei Fleischer[1]). Fleischer hat wenigstens ein einheitliches Einteilungsprinzip für die ganze Mooswelt und teilt auch die schwierige Gattung der Macromitrien nach dem Peristom ein. Ob auf diese Weise ein natürliches System zustande kommt, mag dahingestellt bleiben. In unserem Falle ist nur wichtig, ob sich die verwandtschaftlichen Beziehungen, die sich daraus ergeben, als Stütze für das Studium der Haube eignen. Dies trifft bis zu einer gewissen Grenze zu, indem z. B. das Subgenus Diplohymenium sich in zwei Sektionen teilen läßt, deren eine, Cometium, durchweg behaarte, deren andere, Epilimitrium, durchweg nackte Hauben besitzt. Subgenus Macromitrium, das durch einfaches Peristom ausgezeichnet ist, umfaßt sowohl nackthaubige, als auch behaarte Arten, im allgemeinen erreicht hier die Behaarung nicht die gewaltige Entwicklung wie in der Sektion Cometium. Es wechselt aber nicht nur die Behaarung stark ab, auch die Form der Haube ist keine einheitliche für die ganze Gattung. So besitzt die Untergattung Orthophyllina (nach Engler's „Pflanzenfamilien") einseitig aufgeschlitzte Hauben, während sich bei weitem die Mehrzahl dem Typus der Orthotrichumhaube nähert, indem die Haube ebenso wie dort faltig ist. Auch bei Macromitrium sind es zumeist die verdickten Rippen, an denen die Haare ihren Ursprung nehmen, die dünnbleibenden Täler dagegen reißen in der Regel bis zur Mitte der Haube auf. So entsteht ein äußerst zierlicher Typus, wie er in vollendeter Form bei M. circosum zu finden ist. Durch die dichten und tiefen Schlitze ist hier ein Gebilde zustande gekommen, wie es durch einen anderen Vorgang bei manchen Campylopusarten auftritt.

Genauere Untersuchungen, betreffend die Beziehungen zwischen Standort und Behaarung, wie dies bei Orthotrichum möglich war, ließen sich hier nicht anstellen, denn sowohl die Angaben in den Büchern als auch im Herbar waren höchst unzureichend. Meist beschränkten sie sich auf die geographische Bezeichnung des Fundortes, welche keine Schlüsse auf die äußeren Verhältnisse erlaubten. Es sei nur hervorgehoben, daß fast alle Rindenbewohner des tropischen Urwaldes sind, einer Region, in der andere Moose mit behaarten Hauben sehr häufig sind.

Außer den Haubenhaaren besitzen die Macromitrien auch andere xerophile Merkmale: der kriechende mit starkem Rhizoidenfilz versehene

---

1) Fleischer, Die Musci der Flora von Buitenzorg.

Hauptstengel, die dichte Beblätterung, oft außerordentlich hohe Papillen an allen Blattzellen, dagegen freilich eine Seta von beträchtlicher Länge. Die Spaltöffnungen sind bei allen phaneropor, was mit der für Orthotrichum und Ulota angenommenen Korrelation übereinstimmt.

Aus den von mir untersuchten Herbarexemplaren seien nur einige wenige Repräsentanten kurz hervorgehoben.

M. fasciculare (zu Eumacromitrium gehörig). Haube mehrfach unregelmäßig geschlitzt, Behaarung undeutlich, zum Teil Höcker, die vielleicht abgebrochene Haarstummel sind, zum Teil einzelreihige, kurze Haare.

M. Didymodon. Obgleich ein Eumacromitrium, ist die Haube einseitig, nackt.

M. Giraldii (China). Haube ähnlich wie bei Orthotrichum, nicht oder kaum merklich geschlitzt. Sehr stark behaart (Fig. 18). Haare lang und dünn, sehr kraus, Längsteilungen in den Haaren sind die Regel, Zellwände stark verdickt und papillös. Auch bei den Paraphysen sind Längsteilungen und verdickte Wände häufig. Fig. 19 zeigt ein junges Sporogon, das die Haare nur erst angelegt hat. Die Paraphysen, die sonst von den Haaren nicht zu unterscheiden sind, zeichnen sich hier durch eine bis drei gebräunte, dünnwandige Basalzellen aus. Doch ist dies kein ausschließliches Merkmal der Paraphysen, wir treffen sie bei den Haubenhaaren von Psilopilum Ulei gleichfalls an.

Fig. 18. Haube von Macromitrium Giraldii.

M. incurvifolium. Haare mehrzellreihig, die einen dicht über der Abrißstelle der Haube, stark abwärts gekrümmt, die anderen die Spitze dicht umhüllend und überragend; dazwischen eine fast nackte Zone. Es scheint hier eine ähnliche physiologische Differenzierung vorzuliegen, wie bei den jugendlichen Sporogonen von Polytrichum[1]). Nur

1) Goebel, Organographie.

ist das äußere Bild mit ins Alter herübergenommen, jedenfalls aber ohne die funktionelle Verschiedenheit beibehalten zu haben.

M. celebense (Java). Berggarten von Tjibodas. Schwach behaart; die Haare beginnen mehrzellreihig, werden aber bald einreihig und liegen an der Spitze dicht an.

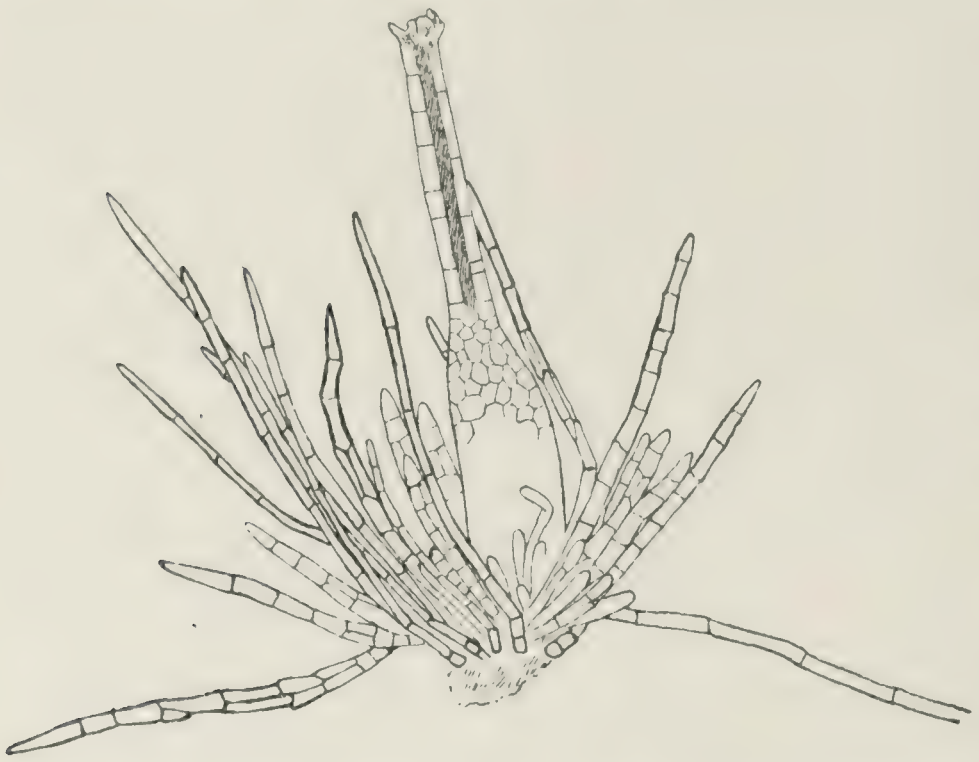


Fig. 19. Junges Sporogon von Macromitrium Giraldii.

M. Catharinense. Brasilianische Art (an Zweigen am Rande der Serra Geral). Blätter lang und kraus; Hauben groß, außerordentlich dicht behaart. Haare hin und her gebogen, einzellreihig.

M. cirrosum und crassirameum (Südamerika). Haube nackt. Hier ist der Typus der zerschlitzten Haube sehr stark ausgeprägt, sie ist fast bis zur Mitte in feine Streifen zerlegt.

M. crassiusculum. Eine zu Orthophyllina gehörende Form mit seitlich aufgeschlitzter Haube. Unter diesem Namen fand ich im Herbar drei verschiedene Moose, von denen nur das eine mit kappenförmiger Haube das rechte sein konnte; ein anderes hatte eine nackte tief und dicht geschlitzte mützenförmige Haube, das dritte, von ganz abweichendem Habitus, besaß überhaupt keine Hauben.

Dicranaceae.

Unter den Dicranaceae nimmt die Gattung Campylopus mit ihren nächsten Verwandten nicht nur hinsichtlich des Baues der Blattrippe und des Peristoms eine gesonderte Stellung ein, sondern es besteht ein Unterschied auch in der Haube, die bei manchen Arten an der Basis gewimpert ist. Es gilt dies besonders von den Gattungen: Sphaerothecium, Brothera, Campylopus und Pilopogon. Einige Arten der beiden letzten Gattungen werden von einigen Autoren unter dem Namen Thysanomitrium zusammengefaßt. Die Nomenklatur ist überhaupt noch recht schwankend in diesem Verwandtschaftskreise, wie denn auch Sphaerothecium zu Campylopus gerechnet wird.

Die Haare stehen bei diesen Moosen — abweichend von allen anderen — nur an der Basis der Haube und sind nach abwärts gerichtet. Sie entwickeln sich zu einer Zeit, wo die Haube noch mit der Vaginula im Zusammenhang steht. Von Campylopus war die Rede schon gelegentlich der Behandlung des Abtrennungsvorgangs der Haube von der Vaginula. Das Epigon ist an der Grenze zwischen beiden Organen, die aus ihm hervorgehen, stark eingeschnürt und oberhalb dieser Einschnürung zu einem großen Wasserbauche erweitert (Fig. 6). Der Unterschied im Zellbau der beiden durch die Einschnürung von einander getrennten Gewebe fällt schon beim ersten Blick auf. Die Vaginula besteht aus kleinen hervorgewölbten Zellen der zukünftigen Haube. Diese Hervorwölbungen nehmen allmählich an Größe zu und stülpen sich nach abwärts zu Haaren aus. Es sind zunächst nur die äußersten Randzellen, die zu Haaren auswachsen, doch können nachträglich auch anliegende Zellen einer höheren Reihe Haare bilden. Da die Haube erst später abreißt, so bleibt eine Knickung bestehen zwischen Haube und Haaren, die auch bei der ausgewachsenen Haube noch nicht ganz verwischt ist. Den oberen Schenkel dieser Knickung, die einwärts gebogene Haubenbasis, finden wir auch bei wimperlosen Arten wieder. Die ausgewachsenen Haare sind nur kurz, selten erreichen sie die Länge von 1 mm, sie bleiben meist einzellig, eine Ausnahme machen Pilopogon-Arten, wie z. B. P. gracilis, wo auch Querteilungen vorkommen.

Sphaerothecium (= Campylopus) comosum soll gewimperte Hauben besitzen, doch fand ich im Herbar eine Haube mit glattem, schwach einwärts gebogenem Rand. Die andere Art, S. reconditum, war leider im Herbar nicht vorhanden.

Von Brothera nur sterile Exemplare im Herbar.

Campylopus annamensis. An einem Flußufer in Annam. Haare bis 0,5 mm lang, dicht, gebogen, teils hyalin, teils gebräunt. Wände sehr stark verdickt, Papillen bildend (Fig. 20 *C*).

C. chionophilus. Zellen der Haube wie der Haare stark verdickt. Haare entspringen auch aus Zellen über dem unteren Rande und sind zum Teil aufwärts gebogen. Nova Granata, in 2500—2600 m Höhe.

C. collinus. Blätter mit langem Glashaar. Cilien der Haube dicht, über den alten sind Anlagen von jungen Haaren sichtbar. Hügel im Campo von Laguna (Brasilien).

C. Dozyanus (sive Blumii). Java, Tjibodas. Reich fruchtende Art, mehrere Sporogone aus einem Stämmchen. Haube klein, mehr-

fach geschlitzt, die Haare kommen daher in Gruppen zu stehen. Die Haare von verschiedener, meist sehr geringer Länge, wenig verdickt. Zellen der Haube bis auf den untersten Wulst ebenfalls nicht verdickt.

C. flexuosus (Fig. 20 *A*, *B*). An ein und demselben Rasen fand ich Hauben mit Wimpern und ohne. Bei letzteren ist der aus unverdickten, langgestreckten Zellen bestehende Haubenrand stark geschlitzt; wenige Cilien an einer Stelle angedeutet. Auch Hauben mit ganz glattem Rand, dessen Zellen quadratisch und kubisch waren.

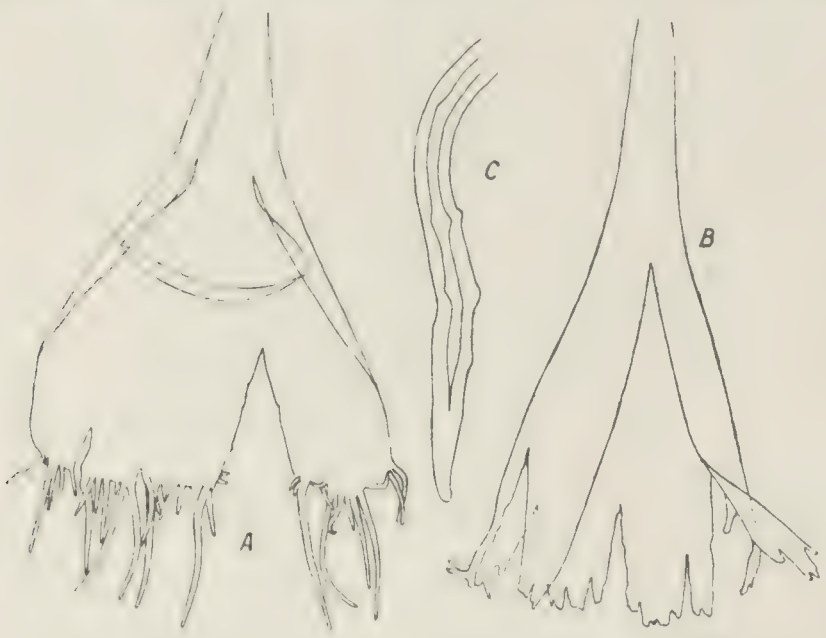


Fig. 20. *A*, *B* Campylopus flexuosus. Haube mit und ohne Cilien. *C* Cilie von Campylopus annamensis.

C. flexifolius. Ein Vertreter jener Gruppe, die konstant wimperlos ist. Haubenrand glatt. Die Zellen werden nach abwärts quadratisch und dünnwandig. Schlitzbildung außer einem Hauptschlitz nur wenig.

Pilopogon gracilis. Dichter Haarbesatz von 1 mm Länge. Die Haare sind leicht gebogen, die längsten mit ein bis zwei Querwänden, die entweder dicht über einer Papille schräg gestellt sind oder senkrecht das gleichmäßig dicke Haar durchsetzen. Die Wände sind sehr wenig verdickt, stellenweise Papillen bildend.

Über die Bedeutung der Behaarung bei den Campylopodeen läßt sich schwer ein Urteil bilden. Im erwachsenen Zustand ist die Haube meist klein im Vergleich zur Kapsel, sie ist gewöhnlich bis zur Spitze aufgeschlitzt und bedeckt nur etwa die Hälfte der Kapsel. Die Seta ist lang, eingesenkte Sporogone kommen nicht vor. Die Seta ist gerade, öfters gekrümmt, so daß die Kapsel oft auf Umwegen, ähnlich wie bei manchen Grimmia-Arten, in den Schutz des Moosrasens gelangt. Dieser ist denn auch oft mit langen Glashaaren ausgerüstet. Einen eigenartigen Vorgang hat W. Lorch[1]) für Thysanomitrium Beccarii beschrieben. Es sollen sich hier die Sporogone, mit der Haubenspitze voran, in die tiefsten Stellen des Bechers, der das Stämmchen krönt, bohren. Durch eine nachträgliche Streckung der Seta werden dann die Kapseln losgerissen und emporgehoben, während Haube und Deckel

1) Lorch a. a. O.

im Laub stecken bleiben. Lorch zeichnet die Hauben nicht nur am Rande gewimpert, sondern auch von der Spitze an mit einem dichten Haarfilz bedeckt. Es würde also in diesem Falle den abwärts gerichteten Haubenhaaren eine neue Bedeutung zukommen, sie dienten gleichsam als Widerhaken, die dem Zug der sich streckenden Seta entgegenwirkten. Ich habe jedoch über derartige Hauben weder in der Literatur Angaben gefunden, noch im Herbarmaterial irgendwo den ganzen Vorgang beobachten können, obwohl ein Loslösen der Haube gleichzeitig mit dem Deckel häufig ist.

Als Schutz gegen Austrocknung und eventuell zur Wasseraufnahme können die Wimpern wohl nur in jungen Stadien, solange sich die Seta nicht gestreckt hat, wirksam sein. Die fehlende oder stärkere oder schwächere Bewimperung mit den Standortsverhältnissen in Beziehung zu bringen, ist eine schwere Aufgabe, da die Campylopus-Arten auf Substraten wachsen, die kaum auf ihre größere oder geringere Trockenheit schließen lassen. Sie wachsen meist auf Torfboden, der ja zeitweilig sehr trocken, andererseits aber auch sehr feucht sein kann. Auch auf modernden Baumstämmen oder auf Sandstein findet man sie, meist in Gesellschaft anderer Moose, dichte Rasen bildend, so daß von keiner exponierten Lage, wie bei Orthotrichum, die Rede sein kann.

Splachnaceae.

Die Gattungen dieser Familie gehören zum Teil jener biologisch interessanten Gruppe von Moosen an, die auf stickstoffreichem Substrat — tierischen Exkrementen oder sogar direkt auf Leichen wachsen. Ein anderer Teil, zu dem einige Arten der Gattung Tayloria gehören, ist dagegen baumbewohnend. Diese letzteren besitzen dann auch Merkmale, wie wir sie in Übereinstimmung mit den abweichenden Standortsverhältnissen wiederholt bei Moosen antreffen. Zwar ist der ganze Habitus der Pflanze ziemlich unverändert geblieben, es treten aber hier zerschlitzte und zu Haaren ausgezogene Blätter, eingesenkte Kapseln und rauhe bis langhaarige Hauben auf. Dies gilt besonders von den beiden Untergattungen der Taylorieen: Brachymitrium und Orthodon. Von dem langhaarigen Typus konnte ich leider keine Repräsentanten im Herbar finden, doch zeigen auch die „rauhen“ Hauben zur Genüge, worauf es ankommt.

T. Cochabambae aus Bolivia. Im Blatt keinerlei Differenzen vom gewöhnlichem Splachnaceenblatte, die Seta jedoch kurz, 24 mm lang. Die Haube (Fig. 21 *A*, *B*) besteht aus sechs bis sieben Zell-

schichten, deren äußerste stark gebläht und dünnwandig ist. Ihre Zellen stülpen sich zu schräg abwärts gerichteten mammillenartigen Hauben hervor. Die inneren Schichten sind etwas dickwandiger, die innerste besteht aus dislocierten Zellen, wie dies bei Mooshauben in der Regel der Fall ist.

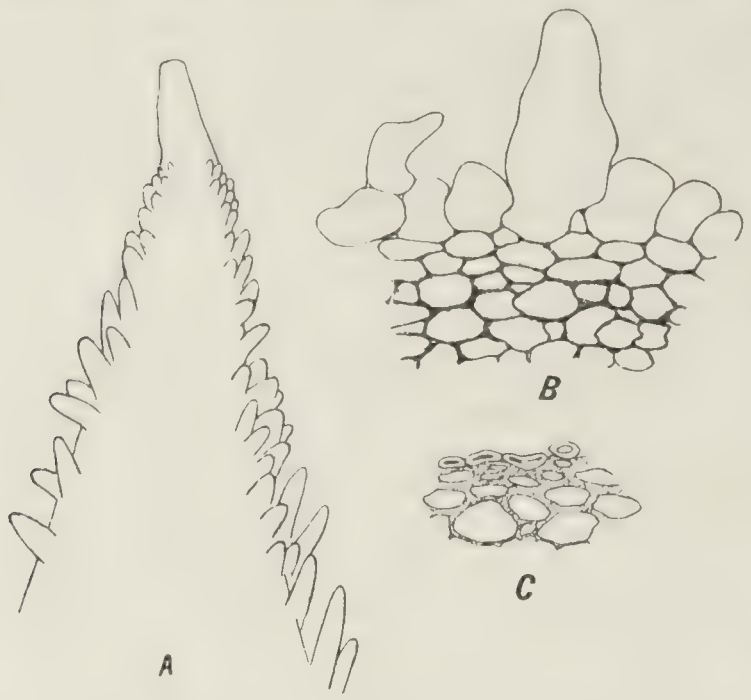


Fig. 21. *A* Tayloria Cochabambae; oberer Teil der Haube. *B* Querschnitt. *C* T. Rudolphiana. Haube im Querschnitt.

Unsere einheimische T. Rudolphiana besitzt eine Haube von ähnlichem Bau wie T. Cochabambae, besteht aber nur aus drei bis vier Schichten (Fig. 21 *C*). Übereinstimmend ist aber die Differenzierung der äußersten Schicht, die in beiden Fällen dünnwandig und hyalin ist, und hierdurch von den gelben, verdickten Zellen der inneren Schicht abweicht. Doch sind sie bei T. Rudolphiana nicht aufgeblasen, wie denn auch die ganze Haube äußerlich glatt ist. Sie enthalten eine dicke Lage stark lichtbrechender Substanz, die gleichmäßig allen Wänden angelagert ist. Mit Chlorzinkjod färbte sich dieser Körper blau, während alles übrige gelb blieb oder wurde. Nach Zusatz von Schwefelsäure löste sich zuerst dieser Inhaltskörper auf, wodurch die stehenbleibende Außenmembran der Zelle deutlich sichtbar wurde, darauf verquoll das ganze übrige Gewebe und löste sich nach einiger Zeit vollständig auf.

T. Rudolphiana, die ja auch auf Bäumen wächst, steigt doch nicht hoch an ihnen hinauf; sie findet sich meist nah über dem Boden, in innigem Zusammenhang mit anderen dichtrasigen Moosen (Leucodon u. a.). Auch sind die Bäume, die sie bevorzugt, Fagus silvatica und Acer Pseudoplatanus, selbst an feuchte Standorte gebunden, weshalb die Haarlosigkeit der Calyptra leicht verständlich ist.

Polytrichaceae.

Über die Behaarung der Polytrichaceenhaube, der stärksten, die aus der gesamten Mooswelt bekannt ist, liegen aus älterer wie jüngerer Zeit Arbeiten[1]) vor, weshalb ich mich auf weniges beschränken kann.

1) Müller-Thurgau, Die Sporenvorkeime und Zweigvorkeime der Laubmoose. Arbeiten des Institutes in Würzburg. — Lorch, Die Polytrichaceen. —

In dieser Gruppe läßt sich die Steigerung der Behaarung von den fast nackten Atrichum-Arten bis zu den dichtfilzigen Polytricha verfolgen.

Atrichum ist vorzugsweise ein Bewohner der gemäßigten Zonen und findet sich meist an schattigen feuchten Standorten, an Bachufern usw., immer aber auf Erde.

A. undulatum, tenellum, obtusulum, polycarpum u. a. besitzen nur eine wenig rauhe Haubenspitze, was durch zahnartige, sehr niedrige Hervorwölbungen der äußeren Zellen zustande kommt. Die höchste Ausbildung erlangen diese Arten, indem sich die Zähnchen mit einer Spitze nach aufwärts richten.

A. angustatum und leptocylindricum stehen eine Stufe höher denn außer den Zähnchen finden sich an ihrer Haubenspitze auch zu kurzen anliegenden Haaren ausgezogene Zellen.

Die höchste Entwicklung in dieser Beziehung fand ich bei A. flavisetum, wo außer den einzelligen Haaren auch solche mit Querteilung vorkommen und an der Basis der Haare treten sogar Längsteilungen auf. Alle Haargebilde haben stark verdickte Wände.

Hand in Hand mit der Vervollkommnung in der Behaarung geht eine Vergrößerung des Assimilationskörpers, was sich am augenfälligsten in der Lamellenbildung der Blätter äußert. Bei Atrichum ist diese Vervollkommnung nur angedeutet; es finden sich nur wenige (vier bis sieben) Lamellen, die auf die obere Hälfte der Rippen beschränkt sind und nur etwa drei Zellreihen hoch sind. Die Blattlamina selbst ist einschichtig und auf der Rückenseite durch einige in schrägen Reihen angeordnete Zähne verstärkt.

Vollständig glatte Hauben werden sich wohl bei kaum einer Polytrichaceengattung finden, mindestens werden sie vom Typus der Atrichumhaube sein. Am meisten näherte sich in dieser Beziehung die Gattungen Bartramiopsis, Lyellia und Dendroligotrichum. Trotz der nackten Haube haben diese Arten im Assimilationskörper Einrichtungen, die eher für einen trockenen Standort sprechen. So ist bei allen die Blattlamina zweischichtig und die Lamellenbildung ist nur bei Bartramiopsis herabgesetzt (zirka sechs Lamellen von sechs Zellen Höhe), Lyellia dagegen besitzt deren über 30 und steht darin manchen Polytricha kaum nach. Eine noch größere Anzahl (gegen 40) trägt die breite Rippe von Dendroligotrichum; hier ist die Randzelle vergrößert und mammillös. Der geringe Schutz der Kapsel erklärt sich bei dieser

---

Goebel, Archegoniatenstudien. Flora, Bd. 96. — G. Firtsch: Über einige mechanische Einrichtungen im anatomischen Bau von Polytrichum juniperinum. Ber. der deutschen botan. Gesellsch., Bd. I, 1883.

Art vielleicht daraus, daß Dendroligotrichum eine bäumchenartige, reich verzweigte Form ist, und daß eine Pflanze eine große Zahl von Sporogonen hervorbringt, so daß die Erhaltung und Verbreitung der Art gesichert ist, auch wenn einige Sporogone zugrunde gehen sollten.

Auch Psilopilum ist eine Gattung mit nackter bis schwach behaarter Haube. Hier liegt die Erklärung aber im Standort: Psilopilum gehört nämlich zum größten Teil der antarktischen, arktischen oder Hochgebirgsregion an.

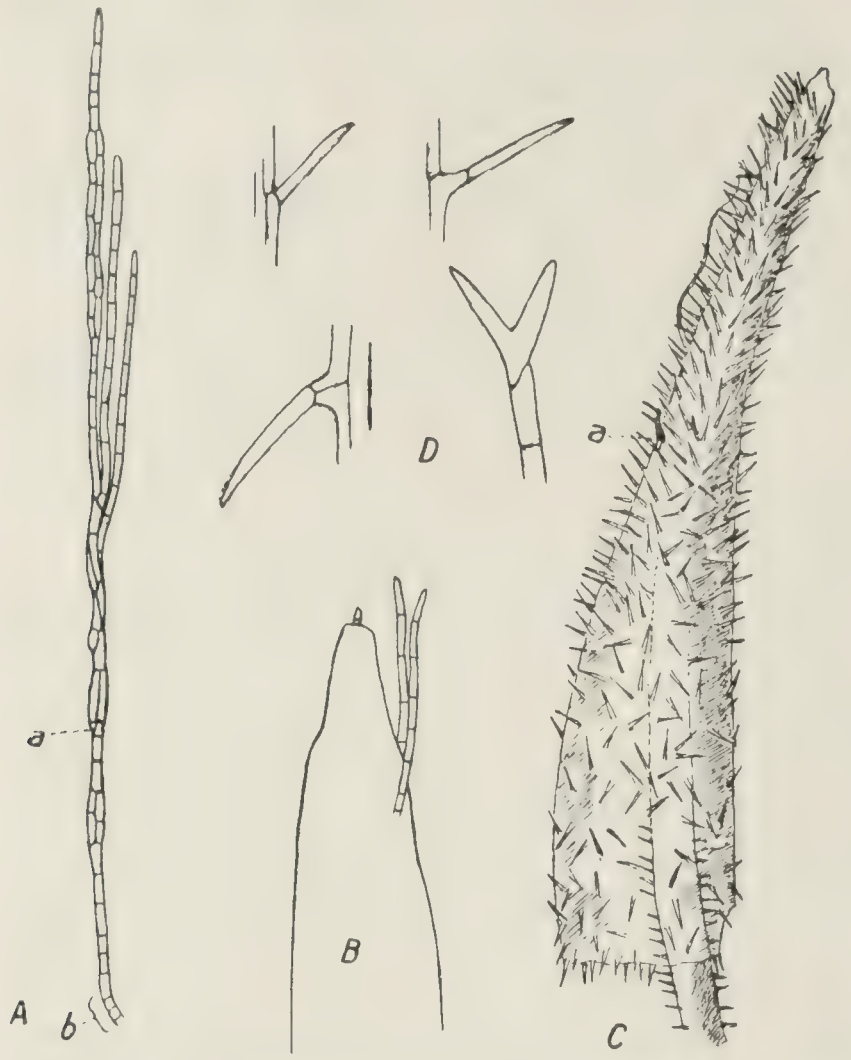


Fig. 22. *A* Psilopilum Ulei; Haubenhaar (*a* kleiner Seitenzweig; *b* Basalzellen). *B* Oligotrichum erosum. Haubenspitze. *C* Haube von Chaetomitrium horridulum (*a* Archegonium). *D* Einzelne Haare.

P. antarcticum. In Südgeorgien und Kerguelen. Die Spitze der Haube ist auf eine ziemlich lange Strecke mit kurzen, aufwärts gerichteten Haaren dicht besetzt.

P. arcticum. Haube nackt. Blätter mit großem Scheidenteil. Blattrand an der Spitze eingeschlagen, die crenullierten Lamellen bedeckend.

P. Ulei (Fig. 22 *A*). Brasilianische Campos, d. i. regenarme, trockene Region. Reich behaart, die Haare oben kraus und abstehend. Abwärts lange, verzweigte, dicht anliegende Haare mit Längsteilungen.

Stärker behaart ist Oligotrichum (Fig. 22 *B*), eine der gemäßigten Zone und mit O. hercynicum auch unserer Flora angehörende Gattung. Die Behaarung ist nirgends sehr dicht, oft nur auf die Spitze beschränkt, bei O. hercynicum über die ganze Haube verstreut. Die Haare sind einzellreihig und meist kurz. Immer sind sie aufwärts gerichtet.

Der Haarfilz von Pogonatum, Polytrichum (und anschließend: Dawsonia) ist hinreichend bekannt. Der große Fortschritt gegenüber den anderen Arten ist der, daß die langen Haare abwärts gerichtet sind und weit über die häutige Haube herabreichen. Zweitens ist eine Differenzierung zwischen den dicken gerade verlaufenden Haaren den

„Längsrhizoiden“ und den dünneren „Rankenrhizoiden“, welche quer und in allen Richtungen verlaufen und dem Filz seine Nachgiebigkeit verleihen. Demzufolge umgibt der Filz die Kapsel noch gleichmäßig, wenn die „innere“ Kalyptra schon einseitig aufgerissen ist. Die Anpassung des Vegetationskörpers, die reiche Lamellenbildung der Blätter und der oft trockene Standort bedürfen gleichfalls keiner weiteren Ausführung.

Pleurocarpe Moose.

Bei unseren einheimischen pleurocarpen Moosen ist Behaarung der Haube ziemlich selten. Wo sie vorkommt, wie bei Pterogonium gracile oder Leptodon Smithii, sind es Moose, die zumeist tropischen Familien angehören und selbst in ihrem Verbreitungsgebiet auf südliche Regionen beschränkt sind. In den Tropen dagegen sind pleurocarpe Moose mit behaarter Haube weit verbreitet. Aus ihnen setzt sich hauptsächlich die epiphytische Moosflora der Urwälder zusammen. Ihrer Lebensweise entsprechend haben sie einen eigenen Habitus angenommen, wie wir ihm schon bei Macromitrium begegnet sind. Charakteristisch ist der kriechende Hauptsproß, doch kommen auch lang herabhängende Moose vor, wie verschiedene Arten von Meteorium, Aerobryum, Papillaria und Floribundaria. Der Mangel an haartragenden Pleurocarpen in unseren Breiten erklärt sich auch daraus, daß die meisten Baumbewohner unter ihnen (mit Ausnahme von Leucodon sciuroides) feuchte, schattige Standorte bevorzugen, wie z. B. Neckeraceen, Pylaisia, oder dicht über dem Erdboden wachsen und daher eines besonderen Schutzes entbehren können.

Besonders reich an behaarten Hauben sind die Familien der Neckeraceen und Hookeriaceen, doch kommen sie auch bei anderen Familien vor.

Unter den Leucodontaceae sind durch behaarte Hauben charakterisiert die Gattungen Pterogonium und Forsstromia. Pterogonium gracile (oder ornithopodium) ist eine der wenigen Arten, die auch bei uns in südlichen Gegenden (Südtirol), vereinzelt auch in Mitteleuropa vorkommt. Die Behaarung fand ich auf den unteren Teil der Haube beschränkt; es sind nur wenige, geschlängelte, meist abwärts gerichtete Haare, die aus einer Reihe zylindrischer, auffallend kurzer Zellen bestehen; die Wände sind wenig verdickt, das ganze Haar ist einer Paraphyse sehr ähnlich.

Forsstromia producta, der Kapflora angehörend (die meisten anderen in Amerika). Zahlreiche lange Haare entspringen an verschie-

denen Stellen der Haube, am meisten in ihrer unteren Hälfte. Längsteilungen sind im mittleren Teil der Haare sehr häufig, manche Haare sind auf ihrer ganzen Länge zweizellreihig. Die Zellwände sind wenig verdickt, glatt.

Neckeraceae. Behaarung ist bei den tropischen Arten außerordentlich häufig. Rutenbergia hat ganz dicht mit Haaren bedeckte Hauben; doch sind in dieser Familie die Haare meist zarte, zum Teil sogar bald vergängliche Gebilde. So hat Pirea nur in der Jugend behaarte Hauben und ähnlich verhält es sich mit unserer Neckera crispa. Ich fand, freilich an Exemplaren, die an einem sehr feuchten Standort gewachsen waren, in jedem Stadium nackte Hauben, für gewöhnlich aber sind die Hauben, solange sie jung sind, mit spärlichen Haaren bedeckt, die später abgeworfen werden. An ein frühzeitiges Absterben der Haube ist aber gerade bei dieser Art nicht zu denken, da die Zellen bis zuletzt noch Plasma und Chlorophyll enthalten. Andere stark behaarte Gattungen sind Pilotrichella, Papillaria, Meteorium, Trachypus und viele mehr.

Von besonderem Interesse ist die Gattung Leptodon, von der Leptodon Smithii[1]) verhältnismäßig weit nach Norden heraufsteigt. Der eigentümliche Habitus, der in trockenem und angefeuchtetem Zustand verschieden ist, kommt auch in anderen Familien vor, z. B. bei Groutia, ist aber recht selten. Wenn die Pflanze nämlich austrocknet, so rollen sich die gefiederten, in frischem Zustande flach ausgebreiteten Seitenzweige schneckenförmig ein. Die sehr kurz gestielten Sporogone sitzen auf der Dorsalseite der Seitenzweige erster Ordnung und werden von den sich einrollenden Zweigenden vollkommen bedeckt. Außer dieser Schutzvorrichtung finden wir noch hoch hinaufreichende Perichätialblätter, lange Haare auf der Vaginula, die den unteren Teil der Kapsel erreichen, und eine lang und dicht behaarte Haube.

Pilotrichaceae. Pilotrichum bipinnatum. Brasilien. Die kleine Haube umhüllt nur den Deckel. Am Grunde ist sie mehrfach geschlitzt und trägt einfache Haare von sehr verschiedener Größe. Die einen sind einzellreihig, höchstens mit zwei bis drei Längsteilungen, andere, mit den ersteren durch keinerlei Übergänge verbunden, beginnen als mächtige Zellkörper und setzen sich in unverminderter Dicke bis über die Spitze der Haube fort. Da diese selbst mit ihrem

1) Lorch, Einige Bewegungs- und Schrumpfungserscheinungen an den Achsen und Blättern mehrerer Laubmoose als Folge des Verlustes von Wasser. Flora, Bd. 97, pag. 76.

Archegonienhals nicht dicker ist als die Haare, so erweckt es den Anschein, als sei die Haube an ihrer Spitze mehrfach gespalten.

Nematoceae. Die Haube von Ephemeropsis Tjibodensis ist an sich schon zu klein, als daß man von Behaarung sprechen dürfte. Sie ist so klein, daß Schlitzbildung und Auswachsen der Randzellen zu demselben Resultat führen müßten, nämlich zu einreihigen Fäden. Immerhin kann hier kein Zweifel bestehen, daß die Haare durch Auswachsen und Querteilung der Randzellen hervorgegangen sind, wofür auch der Vergleich mit der folgenden nächst verwandten Gattung Daltonia spricht.

Hookeriaceae. Daltonia leptophylla (Fig. 23). Winzige Art von Sikkim-Himalaya. Haube der von Ephemeropsis ähnlich, doch die Haare einzellig, eine analoge Erscheinung zu Campylopus. D. ovalis der vorigen ähnlich, doch etwas größer.

Fig. 23. Haube von Daltonia leptophylla.

Eriopus remotifolius[1]). Dicht behaarte Seta, in der Behaarung der Haube ein ähnlicher Fall wie bei Tayloria.

Chaetomitrium (Fig. 22 *C*, *D*). Moose mit reichem Haarbesatz. Die Haare oder Stacheln treten hauptsächlich an der Haube auf, an der Seta, dem Stempel, auch die Blätter haben stachelartige Auswüchse an der Rippe und sind stachelartig gesägt, sogar die Kapsel ist bei manchen Arten stachelig. Die Haare der Haube sind meist einzellig, stehen sparrig ab, unten sind sie nach allen Richtungen an der Basis zumeist abwärts gebogen. Es kommen aber auch Übergänge zur Mehrzelligkeit vor, entweder durch Querwände, über denen das Haar gegabelt sein kann, oder durch Längswände, wie sie bei jungen Haaren von Orthotrichum vorkommen. Endlich findet man auch lange paraphyllienartige Gebilde.

Lepidopilum polytrichoides. Haube an der Basis mehrfach geschlitzt. Außerdem gehen von der unteren Hälfte und der Mitte der Haube mächtige flache Zellkörper ab, die an Breite die Fransen an der Basis übertreffen. Sie sind lang, am Grunde oft verzweigt und stehen horizontal ab, unten neigen sie sich den Fransen gleichsinnig. L. caudicule. Deutlich zwei Zonen von Behaarung vorhanden. Unten durch Zerschlitzung entstandene Fransen und mit ihnen gleichgerichtete, nahe der Basis entspringende lange Haare, welche zuerst Zellkörper, gegen

1) Goebel, Organographie.

das Ende allmählich dünner, zuletzt einzellreihig werden. Im oberen Teile der Haube kurze, starr abstehende Zellkörper.

Zusammenfassung.

1. Die Öffnung der Archegonien wird in erster Linie, ähnlich wie bei den Antheridien, durch die differenzierten Zellen der Spitze „der Öffnungskappe“ bewirkt; das Agens ist hierbei ein den Zellen eingelagerter Schleim.

2. Die Haube trennt sich von der Vaginula an einer vorgebildeten Abrißstelle. Manche Moose besitzen eine bauchförmig aufgeblasene Haube. Sie dient als Wasserbauch, und (in frühen Stadien) vermag der Embryo aus ihr Wasser aufzunehmen.

3. Die stärkere oder schwächere Ausbildung der Haube steht in Beziehung zu einer größeren oder geringeren Empfindlichkeit des Sporogons gegen äußere Schädigungen, hauptsächlich die des Austrocknens. Der Hauben beraubte Sporogone beschleunigen ihren Entwicklungsgang und streben eine Notreife an.

4. Die Behaarung der Haube ist der relativ deutlichste Maßstab für diese Empfindlichkeit und steht in direktem Verhältnis zu den Standortsverhältnissen der betreffenden Moose; diese kann jedoch durch andere Faktoren undeutlich werden.

5. Unter den behaarten Hauben lassen sich mehrere Typen aufstellen, die für die einzelnen Verwandtschaftsgruppen bezeichnend sind: so die einzelligen aus der Basis entspringenden, abwärts gerichteten Haare der Campylopodeen, die aufwärts stehenden, mehrzelligen der Orthotrichaceen, die langen verfilzten Haare der Polytrichum-Arten. Doch läßt sich in den meisten Gruppen ein progressives Steigen bemerken von unter sich ähnlichen, einzelligen höheren zu den mannigfaltigsten Gebilden, wie wir sie bei den stärkst behaarten antreffen.

Herrn Prof. Dr. Goebel, unter dessen Leitung diese Arbeit ausgeführt worden ist, bin ich für seine ständige Hilfe zu großem Danke verpflichtet.

Vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Alnus alnobetula und Betula.

Von **Josef Wolpert.**

(Mit Tafel I und 32 Abbildungen im Text.)

Über die Anatomie und die Blütenentwicklung der Familie der Betulaceen, welche durch die überraschenden Resultate Nawaschins bei dem Studium über die Befruchtung und den Weg des Pollenschlauches ganz besonders interessant wurde, besitzen wir außer einer Reihe schätzbarer Beiträge vor allem die Untersuchungen von Schacht[1]), Nawaschin[2]) und Boubier[3]).

In allen vorhandenen Arbeiten ist Alnus alnobetula (Ehrh.), Hartig (Alnus viridis D. C.) meist nur flüchtig erwähnt. Der Zweck der vorliegenden Arbeit ist es, die Ergebnisse der genauen Untersuchung zu bringen und im Anschlusse daran eine vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Betula und Alnus alnobetula, welch letztere ein Übergangsglied zwischen den beiden Gattungen bildet, aufzustellen.

Die Anregung zu diesen Untersuchungen empfing ich von meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. Goebel, unter dessen Leitung die Arbeit im pflanzenphysiologischen Institute in München ausgeführt wurde. Für seine mir in liebenswürdigster Weise zuteil gewordene Unterstützung spreche ich meinen herzlichsten Dank aus.

Seit 1695, als Leuwenboek[4]) die getüpfelten Wände der Gefäße beschreibt, ist die Familie der Betulaceen Gegenstand der anatomischen

---

1) Schacht, Beiträge zur Anatomie und Physiologie (1854), pag. 43—50.

2) S. Nawaschin, Zur Embryologie der Birke. Vorläufige Mitteilung im Bull. Acad. St. Petersbourg, XIII (1893). — Kurzer Bericht meiner fortgesetzten Studien über die Embryologie der Betulineen. Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft, XII (1894), pag. 163—169. — Über die gemeine Birke und die morphologische Deutung der Chalazogamie. Mém. acad. St. Petersbourg, VII, Ser. XLII (1894), Nr. 12. — Zur Entwicklungsgeschichte der Chalazogamen Corylus avellana L. Bull. acad. St. Petersbourg, X (1899). — Über die Befruchtungsart bei der Erle. Sitzung der bot. Sekt. der Naturforschergesellsch. in St. Petersburg. Protokoll der Sitzung vom 15. Sept. 1893. — Die Entwicklung der Samenknospe und über den Weg des Pollenschlauchs bei Alnus viridis. Ref. Bot. Zentralblatt (1899), pag. 77.

3) Boubier, Anat. syst. des Betulacees-Corylacees. Malpighia (1896), pag. 349—436.

4) Leuwenboek, Arcana naturae detectae. Delphis Batavorum (1695).

Untersuchung. Im ersten Teile der Arbeit möchte ich die anatomischen Verhältnisse zwischen Alnus alnobetula und Betula beschreiben.

Bei unseren einheimischen Birken sind alle Sprosse mit spiralig gestellten Blättern besetzt[1]), nach $^1/_3$ und nicht selten nach $^5/_8$[2]), bei Betula lenta und nigra dagegen nur der Hauptsproß. Die Seitensprosse sind zweizeilig beblättert, ebenso verhält sich Alnus viridis[3]).

Was die anatomischen Verhältnisse anbelangt, so herrschen zwischen den beiden Gattungen: Betula und Alnus keine besonders tiefgreifende Unterschiede. In nachfolgender Tabelle seien diejenigen Eigenschaften angeführt, welche bei der Trennung der beiden Gattungen in Betracht kommen.

Die meisten Betula-Arten besitzen verschleimte Epidermiszellen.	Bei Alnus finden wir gleichsam zum Ersatze eine Hypodermschicht.
Betula besitzt zweierlei Haare: außer den einzelligen Haaren noch mehrzellige Drüsenhaare.	Die meisten Alnus-Arten (mit Ausnahme von Alnus Brembana und cordifolia) dagegen dreierlei.
Das Mesophyllgewebe gliedert sich deutlich in Palissaden- und Schwammparenchym.	Bei Alnus ist kein deutlicher Unterschied vorhanden.
Die Gefäßbündelanlage in dem Blattstiel aller Betula-Arten bildet immer einen nach oben offenen Bogen mit mehr oder weniger divergierenden Ästen.	Bei den Alnus-Arten kommen durchwegs geschlossene Bündel vor, nur das von Alnus Brembana gleicht dem Betula-Typus.
Der Kork der Birke besteht aus abwechselnden Schichten derbwandiger plattenförmiger und dünnwandiger nicht so flacher Zellen, welche Betulin enthalten.	Der Kork von Alnus ist fast ausschließlich aus plattenförmigen, bald derb-, bald dünnwandigen Zellen aufgebaut.
Alle Betula-Arten besitzen viereihige Markstrahlen.	Die Markstrahlen von Alnus sind ein-, höchstens zweireihig.
Der Hof der Gefäßtüpfel von Betula beträgt 0,0017 mm im Durchmesser.	Der Hof der Alnus-Arten beträgt 0,003—0,004 mm.
Die Form des Markes bei Betula ist stark flach, zwei- bis viereckig.	Bei den Alnus-Arten deutlich dreieckig.

1) Döll, Flora von Baden.
2) Wydler, Berner Mitteilungen (1870), pag. 248.
3) Goebel, Organographie der Pflanzen, pag. 82.

Die Epidermis des Blattes von Alnus alnobetula ist wie bei Betula von polygonalen Zellen gebildet, welche in Form und Größe variieren. Im Gegensatz zu Betula ist dieselbe von einer ziemlich starken Cuticula überzogen, was wahrscheinlich durch die Standortsverhältnisse bedingt ist. Wie bei der Gattung Betula stellt Boubier bei Alnus alnobetula verschleimte Epidermiszellen fest. Boubier[1]) schreibt darüber: „Wenn man die Epidermis einer Betula (und Alnus viridis) auf trockenem Materiale prüft, indem man zuerst kocht, dann mit Eau de Javelle entfärbt, mit Genfer Reagenz[2]) behandelt und in Glyzeringelatine überträgt, findet man in jeder Zelle eine strahlenbrechende Linie, welche die Gestalt einer sehr dünnen Wand besitzt, wodurch die Epidermiszellen in zwei übereinanderliegende Zellen geteilt erscheinen usw.“ Radlkofer[3]) hat in seiner Monographie der Sapindaceen bei der Gattung Serjania einen ähnlichen Schleim entdeckt. Er hat solchen Schleim in einer Anzahl von Familien angetroffen, im Gegensatz zu Boubier nicht bei Betula fruticosa. Auch ich konnte Boubier's Angabe bei der von mir untersuchten Alnus alnobetula weder nach seiner Vorschrift noch mit anderen Reagentien, wie z. B. Gummigutti und Tusche, bestätigen. Es dürfte dies vielleicht mit den Standortsverhältnissen in Zusammenhang stehen.

Die Epidermis von Alnus alnobetula hat wie jene von Betula zwei Arten von Haaren, während die übrigen Alnus-Arten, mit wenigen Ausnahmen (Alnus Brembana und cordifolia), dreierlei Haare besitzen. Außer den einfachen einzelligen Haaren, welche sich namentlich auf der Epidermis der Blattnerven befinden, besitzt Alnus alnobetula, wie die ganze Familie der Betulaceen, noch mehrzellige Drüsenhaare, welche namentlich in der Knospenlage in sehr großer Menge vorhanden sind, im Laufe der Entwicklung jedoch allmählich verschwinden oder doch ihre Funktion eingestellt haben. Diese Drüsenhaare entstehen, wie Boubier genau beschreibt, aus einer einzigen Epidermiszelle, welche die benachbarten ein wenig überragt, sich bald vergrößert, durch eine Längsscheidewand in zwei Schwesterzellen teilt, in welch jeder eine neue Wand auftritt. Diese ist schief und zerschneidet die Zelle keilförmig. Durch wiederholte Längsteilungen und Querteilung entsteht ein körbchenartiges sezernierendes Gebilde. Die Absonderung, welche eine harzige Substanz ist, häuft sich zwischen Cuticula und Zellwand

1) Boubier l. c.

2) Genfer Reagenz. Sol. légerement ammoniacale de congo et de chrysoidine.

3) Radlkofer, Monographie der Sapindaceen-Gattung Serjania. München 1875, pag. 99—105.

der Drüsenschuppe an, sprengt dann die Cuticula, überzieht die anliegenden Zellen und gewährt dem jungen Blatte Schutz gegen Austrocknung. Das Mesophyll besteht deutlich aus zwei Teilen, wir können bei Alnus alnobetula im Gegensatz zu anderen Alnus-Arten deutlich Pallisaden- und Schwammparenchym unterscheiden, sie sind gewöhnlich von gleicher Stärke.

Die Blattnerven. Ein Querschnitt durch den Hauptnerv zeigt, wie bei Betula, auf der unteren Seite eine blasenförmige Hervorragung, auf der oberen eine Einstülpung.

Die Blattform ist bei den meisten Spezies von der der Birke verschieden, nur an einer Stelle (auf der „Hochalm“ im Karwendel) konnte ich mehrere Sträucher von Alnus alnobetula mit birkenähnlichen Blättern finden.

Bei allen Betula-Arten bildet die Gefäßbündelanlage einen nach oben offenen Bogen mit mehr oder weniger divergierenden Ästen, während dieselbe bei den Alnus-Arten geschlossen ist, doch ist auch hier durch Alnus Brembana, eine tessinische Art von Alnus viridis, ein Übergang geschaffen [1]).

Während der Kork der Birke aus abwechselnden Schichten derbwandiger, plattenförmiger und dünnwandiger nicht so flacher Zellen, die mit weißen Körnchen von Betulin erfüllt sind, zusammengesetzt ist, ist der von Alnus alnobetula fast ausschließlich aus plattenförmigen, bald derb-, bald dünnwandigen Zellen aufgebaut. Setzt man einem Querschnitte durch den Kork von Alnus alnobetula Salzsäure zu, so erhält man innerhalb der Zellen eine blutrote Färbung, dieselbe Reaktion tritt ein, wenn man das Präparat mit Vanillin, Schwefelsäure und Alkohol behandelt. Ich schließe deshalb auf die Anwesenheit von Phlorogluzin, welches neben Gallussäure durch Spaltung aus Gerbstoffen auftritt [2]). Das gleiche hat Weinzierl [3]) im Jahre 1876 für Betula alba nachgewiesen. Der anatomische Bau der Rinde ist bei den Gattungen Betula und Alnus übereinstimmend, doch bildet der Bau der Markstrahlen ein wichtiges Unterscheidungsmerkmal. Sie sind, wie bei allen Alnus-Arten, auch bei Alnus alnobetula ein- höchstens zweireihig, während sie bei Betula stets drei- bis vierreihig sind.

Auch das Holz der beiden Gattungen zeigt auf Längs- und Querschnitt übereinstimmende Struktur. Die Gefäße sind meist Netzgefäße.

1) Boubier l. c.

2) Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2. Lief., pag. 7.

3) Weinzierl, Über die Verbreitung des Phloroglucins im Pflanzenreiche. Österreich. bot. Zeitschr. 1876, Nr. 9.

Konstant ist die meist stark geneigte Scheidewand und die leiterförmige Perforation, welche bei Alnus alnobetula an den Enden in netzförmige Durchbrechung der Gefäßwände übergeht. Wo sich die Gefäße berühren besitzen sie gehöfte Tüpfel. Nach Solereder[1]) dient beim Holze der beiden Gattungen als Unterscheidungsmerkmal nur die Eigenschaft, daß bei allen Arten von Betula der Hof der Gefäßtüpfel weit kleiner ist (0,0017 mm) als bei den Arten von Alnus, bei welchen derselbe 0,003—0,004 mm beträgt. Bei Alnus alnobetula beträgt der Durchmesser wie bei Betula 0,0017 mm. In der Form des Markes unterscheidet sich Alnus alnobetula von allen anderen Alnus-Arten, welche ein dreieckiges Mark besitzen, und gleicht Betula[2]).

Blütenverhältnisse im allgemeinen.

Die bei der ganzen Familie eingeschlechtlichen Blüten sind auf eingeschlechtliche Kätzchen verteilt (d. h. einfach ährige oder aus ährig geordneten Dichasien aufgebaute Blütenstände).

Wie bei Betula so stehen auch bei Alnus alnobetula die männlichen Kätzchen büschelig gestaucht am Gipfel vorjähriger Zweige, wo sie schon im Mai des vorhergehenden Jahres, also zu der Zeit, wo die männlichen Kätzchen für das laufende Entwicklungsjahr noch nicht gestäubt, angelegt werden. Eines davon ist terminal, die anderen entspringen in den Achseln von zur Blütezeit abgefallenen Blättern.

Die weiblichen Blütenkätzchen von Alnus alnobetula befinden sich weiter abwärts wie bei Betula an armblättrigen Kurzzweigen, meist zu zweit bis viert gestaucht, dagegen die von Betula einzeln am Ende heuriger Triebe, sie werden gleichfalls im Vorjahr angelegt, verharren aber im Gegensatz zu allen anderen Alnus-Arten, deren weibliche Blüten wie die männlichen nackt überwintern, wie bei Betula den Winter durch in ein- bis dreiblättrigen Knospen und kommen erst mit dem neuen Laub (Mai bis Juni) zum Vorschein. Der weibliche Blütenstand von Alnus alnobetula ist von dem von Betula nur dadurch unwesentlich verschieden, daß außer dem Gipfelkätzchen auch noch achselständige vorhanden sind, während Betula nur ersteres besitzt[3]).

Bau der männlichen Blüten.

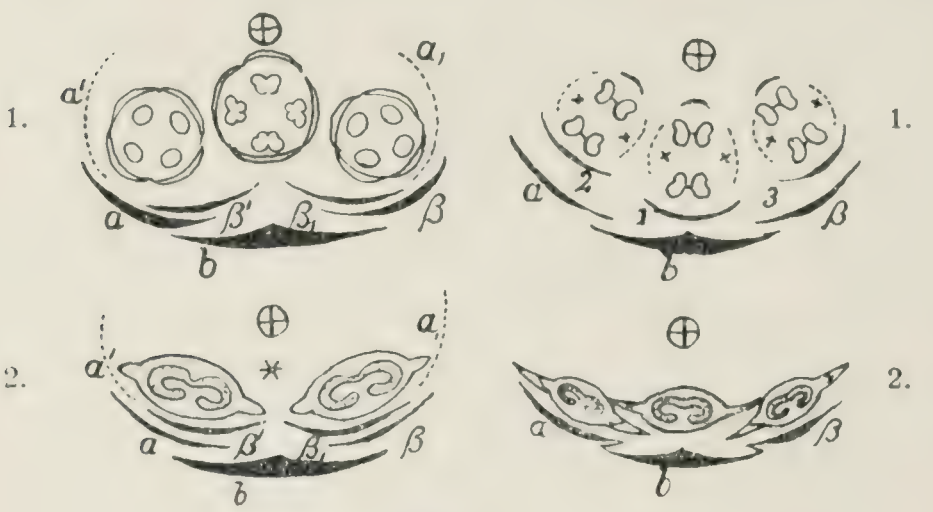
An der Achse der männlichen Blütenkätzchen sind die Schuppen bei Alnus und Betula nach 5/13 oder 8/21 geordnet. Das Deckblatt

1) Solereder, Über den systematischen Wert der Holzstruktur bei den Dicotyledonen. München 1885, pag. 250.

2) Schröter, Pflanzenleben der Alpen, 1. Lief.

3) Wydler, Berner Mitteilungen 1870, pag. 248.

trägt auf der Innenseite zwei Vorblätter, die zu Deckblättern der Seitenblüten werden. Letztere haben im Gegensatz zu den anderen Alnus-Arten keine entwickelten Vorblätter mehr. Sie sind an der Deckschuppe hinaufgewachsen[1]). Innerhalb der Achseln der Deckschuppen befinden sich normalerweise drei Blüten. Wie Döll[2]) für Alnus gezeigt hat, „ist eine solche Gruppe als dreiblütiges Dichasium anzusehen, dabei repräsentiert die Schuppe *b* das Deckblatt der Mittelblüte, die Seitenschüppchen α und β deren Vorblätter, welche zugleich als Deckblätter der Sekundanblüten fungieren, an diesen sind ebenfalls je zwei Vorblätter α', β' und α_1, β_1 anzunehmen, von denen aber nur die β-Vorblätter entwickelt sind usw." (vgl. Fig. 1). Doch zeigt die Entwicklungsgeschichte, daß sowohl der Fall eintreten kann, daß die Mittelblüte wohl angelegt, später jedoch fehl schlägt, als auch der, daß die Mittelblüte überhaupt nicht zur Anlage kommt (Tafel I Fig. 5 u. 6). Und wäre dies ein Analogon zu den weiblichen Alnus-Blüten.



A Fig. 1. *B*

A Alnus glutinosa. Diagramm: 1. des männlichen, 2. des weiblichen Dichasiums.

B Betula alba. Diagramm: 1. des männlichen, 2. des weiblichen Dichasiums. (Nach Eichler.)

Die Blüten von Alnus haben in der Regel ein vierteiliges Perigon und vier den Perigonblättern superponierte Staubblätter, während bei Betula und Alnus alnobetula häufig die seitlichen Perigonblätter oder alle bis auf das vordere fehlen[3]). Die hinteren verkümmern also oft oder werden durch den Druck der Blütenachse oder der Seitenblüten unterdrückt, was auch Hartig[4]) beobachtete, indem er schreibt: „Jede Schuppe trägt 12 Staubgefäße. Bei Alnus ovata (i. e. Alnus viridis), nitida und nepalensis sind die Staubfäden nicht geordnet, sämtlich von einer gemeinschaftlichen acht- bis zwölfblättrigen Blumenkrone umstellt.

1) Eichler, Blütendiagramme, 2. Teil, pag. 11 ff.

2) Döll, Zur Erklärung der Laubknospen der Amentaceen, pag. 10 ff.

3) Engler u. Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, III, pag. 1.

4) Hartig, Naturgeschichte der forstlichen Kulturpflanzen Deutschlands 1851, pag. 333.

Auf diesen Unterschied gründet Spach die Gattung Alnus einerseits, die Gattungen Clethopsis und Alnaster andererseits."

Wie aus Taf. I Figuren 10—15 ersichtlich, schwankt bei Alnus alnobetula die Zahl der angelegten Staub- und Perigonblätter der Mittelblüte zwischen drei und sechs, während die der Seitenblüten oft auf drei reduziert ist. Nach Wydler[1]) und Döll[2]) ist die Mittelblüte zuweilen auch fünf- und sechszählig, die seitlichen kommen dann und wann auch dreizählig vor.

Während vom Androceum bei Alnus alnobetula wie bei den anderen Alnus-Arten meist vier Staubgefäße entwickelt sind, finden wir in der männlichen Blüte von Betula durchschnittlich nur zwei ausgebildet, welche hier allerdings gleichsam zum Ersatz bis beinahe zum Grunde in zwei monothezische Hälften gespalten sind, so daß man beim ersten Ansehen vier Staubblätter in jeder Blüte vor sich zu haben glaubt[3]). Alnus alnobetula dagegen besitzt ungespaltene Filamente (Fig. 2). Die Antheren sind intrors und entlassen durch Längsspaltung die Pollenkörner, welche hier, wie bei allen Windblütlern, in großer Menge gebildet werden. Im Gegensatz zu Betula, bei deren Pollenkörnern drei Poren konstant sind, besitzen die von Alnus alnobetula, wie die meisten der Gattung Alnus, fünf Poren. Hartig[4]) hatte diese Eigenschaft als einen der wichtigsten Unterschiede zwischen den beiden Gattungen angeführt, nach Schacht[5]) schwankt jedoch die Zahl der Poren an den Pollenkörnern von Alnus zwischen drei und fünf. Bei den Pollenkörnern sämtlicher von mir untersuchten Alnus- und Betula-Arten war der Zahlenunterschied konstant. Nach der Bestäubung fallen die männlichen Blütenkätzchen ab.

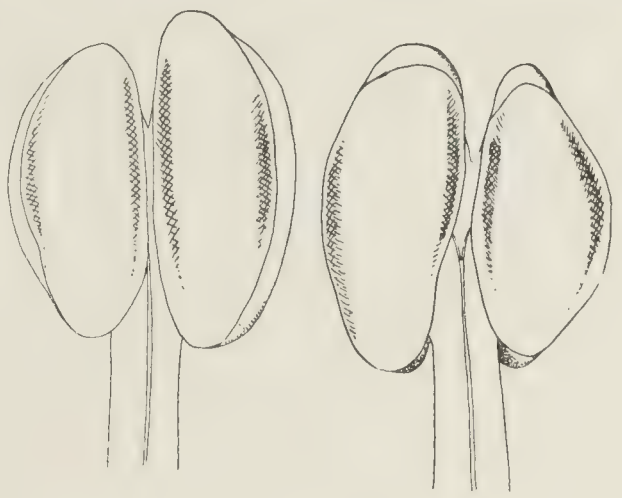


Fig. 2.
Anthere von Alnus alnobetula.

Entwicklung der männlichen Blüte.

Will man die Entwicklung der männlichen Blüte von Alnus alnobetula von ihrem ersten Anfang an studieren, so ist man überrascht,

1) Wydler, Flora 1851, pag. 440 und Berner Mitteilungen 1870, pag. 248.
2) Döll l. c.
3) Eichler l. c.
4) Hartig l. c.
5) Schacht l. c.

wie weit man mit dem Untersuchungsmaterial zurückgehen muß. In den Literaturangaben findet man die Anlage meist auf den Spätsommer des vorhergehenden Jahres verschoben, während man die allerersten Stadien schon im Mai suchen muß, wo sie in Knospen eingeschlossen sind. Werden die Schuppen wegpräpariert, so sieht man bereits die kleinen Blütenkätzchen. Auf Querschnitten kann man dann leicht die einzelnen Entwicklungsstadien finden. Das Gipfelkätzchen ist den lateralen in der Entwicklung etwas voraus, während die einzelnen Blüten eines Kätzchens auf gleicher Entwicklungsstufe stehen.

Der zunächst abgerundete Höcker, der in der Achselhöhle des Deckblattes sitzt, flacht sich von außen nach innen ab (Taf. I Fig. 1, 2). Man sieht an ihm einige Tage später drei kleine Hervorwölbungen, die Vegetationspunkte der Einzelblüten des Dichasiums, auftreten (Taf. I Fig. 3). Manchmal kann man beobachten, daß sich nur zwei Höcker abgliedern (Taf. I Fig. 5), oft verkümmert aber auch die bereits angelegte Mittelblüte (Taf. I Fig. 6). Es entsteht dann ein zweiblütiges Dichasium, das gleiche Bild, wie wir es für gewöhnlich an den weiblichen Alnus-Blüten haben. Die beiden Seitenblüten nehmen nach oben etwas an Umfang zu, wie z. B. bei den Papilionaceen. Man kann bei vorgeschritteneren Blüten die Entstehung der Vorschuppen sehen, welche an den beiden Seitenblüten auftreten und schon in ganz jungem Zustand mit harzabsondernden Drüsen ausgerüstet sind (Taf. I Fig. 9). Noch etwas später findet man die drei Höcker für sich abgegliedert und so die drei Einzelblüten angelegt. An ihnen entstehen dann die Perigon- und Staubblätter als kleine Höcker und zwar meist in Vierzahl, wobei eine Förderung der Außenseite eintritt, die sich auch noch später ausspricht. Die Staubblätter stehen stets vor den Perigonblättern, sie sind je in einem Kreise angelegt, nur bei Ausbildung von fünf oder sechs Staub- und Perigonblättern macht es den Eindruck von zwei Doppelcykeln und zwar ist der äußere dem inneren etwas in der Entwicklung voraus, indem man bei den äußeren Staubblattanlagen eine Einschnürung bemerkt, während die inneren noch vollständig abgerundete Höcker darstellen. Die Zahl der Staub- und Perigonblätter schwankt schon in der Entwicklung, indem wir drei, vier, fünf oder sechs finden. In der Regel sind es soviel Staubblätter wie Perigonblätter, doch findet man hier und da die letzteren überwiegend, daß man also, wie z. B. Taf. I Fig. 13 zeigt, fünf Perigon- und vier Staubblätter angelegt findet.

Bau der weiblichen Blüte.

Der weibliche Blütenstand ist bei beiden Gattungen ziemlich gleich. Gewöhnlich trägt bei Alnus alnobetula, wie bei allen anderen Alnus-Arten jedes Deckblatt des weiblichen Kätzchens ein durch Unterdrückung der Mittelblüte zweiblütiges Dichasium, doch sind dreiblütige Dichasien nicht selten. A. Schulz[1]) berichtet von Alnus glutinosa und incana: „.... Bei der Mehrzahl der Bäume ist in einigen — nie fand ich sie in allen — Dichasien einzelner, bei manchen sogar zahlreicher, vielleicht aller Kätzchen eine Mittelblüte in einem mehr oder weniger entwickelten Zustande vorhanden. Sie befindet sich nicht, wie bei Betula, hinter den beiden Seitenblüten, sondern zwischen denselben. Gewöhnlich besteht sie nur aus einem Fruchtblatt mit einem Griffel, welcher aber meist ebenso kräftig entwickelt ist, wie jeder der beiden in der normalen Seitenblüte. Selten sind beide Griffel ausgebildet und bilden diese Mittelblüten zwar meist kleine aber dem Aussehen nach vollständig keimfähige Früchte aus.“ Wie die Entwicklung zeigt wird auch bei Alnus alnobetula eine Mittelblüte öfters angelegt (Taf. I Fig. 20). Bei Betula ist die Ausbildung der Mittelblüte regelmäßig, also in beiden Geschlechtern ein dreiblütiges Dichasium vorhanden. Allerdings nicht ganz konstant, denn mitunter schlägt im weiblichen Dichasium die Mittelblüte fehl und findet sich dann das Verhalten von Alnus[2]). Es darf also streng genommen auch der Aufbau des weiblichen Blütenstandes nicht als konstanter Unterschied gelten.

Die weiblichen Blüten stimmen, abgesehen von der Zahl der Vorblätter, mit den männlichen im wesentlichen überein. Sie tragen auf der Innenseite vier Vorblätter, die zu Deckblättern der Sekundanblüten werden. Zur Blütezeit sind die Vorschüppchen noch klein und grundständig, in der Reife wachsen sie an dem Deckblatte empor und verholzen mit ihm, wodurch der Fruchtstand zapfenartig wird. Die Blattränder der Kätzchenschuppen sind mit großen, reichlich Harz absondernden Drüsen besetzt (Taf. I Fig. 27), wodurch der Zapfen äußerlich und innerlich verklebt bleibt. Die Schuppen bleiben mit der Spindel, wie bei den anderen Alnus-Arten, in Verbindung. Es liegt hierin ein durchgreifender Unterschied der Erlen und Birken, indem bei letzteren die Schuppe bei der Samenreife sich von der Spindel trennt und mit dem reifen Samen gleichzeitig abfällt. Doch gibt es

---

1) Schulz, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Blüten. Berichte der Deutschen bot. Gesellsch., Bd. X.

2) Eichler's Blütendiagramme.

auch eine Birke mit persistenten Schuppen: die Betula lenta Willd.[1]). Die Blüten bestehen aus einem nackten aus zwei Fruchtblättern zusammengesetzten Fruchtknoten mit zwei Narben, welche bei Alnus alnobetula zur Stäubezeit intensiv rot gefärbt sind. Obwohl die Bestäubung durch den Wind erfolgt, also die Färbung als Lockmittel nicht in Betracht kommt. Nach Goebel ist es sehr wahrscheinlich, daß die bei Hervorbringung der Fortpflanzungsorgane vielfach auftretende charakteristische Färbung mit bestimmten Stoffwechselvorgängen in Verbindung steht[2]). An einigen Präparaten waren an dem Fruchtknoten hörnchenartige Fortsätze sichtbar, welche man für ein unterdrücktes Perigon halten kann (Fig. 3). Die Wände des Fruchtknotens verdicken sich und erhärten. Es entsteht ein Nüßchen mit großen, wie bei Betula und im Gegensatz zu anderen Alnus-Arten, durchsichtigen Flügeln[3]), welche zur Verbreitung der Frucht vorteilhaft sind. Dieselben werden schon an dem Fruchtknoten der jungen Blüte entwickelt und fallen in die gleiche Richtung wie die Fächer. Sie bestehen aus zwei Lamellen und bilden eine direkte Fortsetzung der Epidermis des Fruchtknotens. Derartige Einrichtungen dienen nach Goebel's[4]) Ansicht zunächst als Transpirationsapparate für die reifende Frucht, besitzen sie ja namentlich an dem den Narben, also dem von den Schuppen nicht bedeckten Teile eine große Menge Spaltöffnungen.

Fig. 3. Weibliche Blüte von Alnus alnobetula. Anlage des Perigons.

Alnus alnobetula ist proterogyn und beträgt der Zeitunterscheid ca. 4—5 Tage[5]).

In der Mehrzahl der Blüten der Betulaceen ist weder im jugendlichen noch im entwickelten Zustand der Überrest eines zweiten Geschlechtes zu entdecken. Nach Schulz[6]) besitzt jedoch fast jede der Pflanzen der Betulaceen einzelne oder zahlreiche weibliche Kätzchen, in welchen sich namentlich im basalen Teile hermaphroditische Blüten

---

1) Eichler l. c.
2) Goebel, Organographie der Pflanzen.
3) Schröter, Pflanzenleben der Alpen, 1. Lief.
4) Goebel l. c., pag. 746.
5) Kerner, Pflanzenleben, Bd. II, pag. 311.
6) Schulz, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Blüten. Berichte der Deutschen bot. Gesellsch., Bd. X, pag. 304.

finden. Auch Bail[1]) beobachtete solche. Mir sind bei der Untersuchung der Blüten von Alnus alnobetula nie solche begegnet.

Die Frucht.

Die Frucht der Betulaceen ist ein Nüßchen, gebildet aus dem aus zwei Fruchtblättern bestehenden Fruchtknoten, welcher an beiden Kanten Flügel besitzt, und zwar sind dieselben, wie bereits oben erwähnt, bei Alnus alnobetula und Betula groß und dünn. Die reife Frucht fällt aus dem sich öffnenden verholzten Deckblatte heraus, während bei Betula sich die Deckschuppen mit dem Samen loslösen. Der Samen besteht fast nur aus dem Embryo, dessen Kotyledonen reichlich fettes Öl enthalten.

Entwicklung der weiblichen Blüte und der Samenanlagen.

Die erste Entwicklung der weiblichen Blüte gleicht vollständig der der männlichen. Hier ist die Präparation etwas schwieriger, da sich die einzelnen Stadien nicht leicht auf Querschnitten studieren lassen, sondern die einzelnen Blütenanlagen frei präpariert werden müssen.

Wie bei den männlichen Blüten findet man als erstes Stadium an der Deckschuppe ein gleichmäßig abgerundetes Gewebepolster (Taf. I Fig. 16), an dem sich meist zwei Höcker abgliedern (Taf. I Fig. 17), welche zu Einzelblüten der weiblichen Dichasien werden, doch findet man, wie Taf. I Fig. 20 zeigt, auch drei angelegt, wie es normal in dem Dichasium von Betula aufzutreten pflegt. Die beiden Vorblätter sind hier schon als kleine Wulste vorhanden. Die Höcker nehmen an Größe zu und lassen dann an ihren leicht eingesenkten Oberflächen wieder zwei Hervorwölbungen sehen, die Anlagen der beiden Fruchtblätter. Etwas später stellen sie stumpfe Erhebungen dar, welche einander gegenüber stehen und das apikale Grübchen begrenzen (Taf. I Fig. 21 u. 22). Mit diesem Zustand haben die weiblichen Blüten den Zustand erreicht, in welchem sie in die Ruheperiode eintreten. Der Fruchtknoten ist noch unentwickelt und sind weder Fruchtknotenhöhle noch Samenanlagen vorhanden.

Wenn im Frühling die ersten männlichen Blüten zu stäuben beginnen, dann regt es sich in den noch in den Knospen eingeschlossenen weiblichen Blüten. Die Knospen brechen auf und entlassen ihre Schützlinge. Zu gleicher Zeit entfalten sich einige Laubblätter. Die Narben treten als dünne rote Fäden zwischen den grünen Deckschuppen hervor. Die weitere Entwicklung beruht nun darauf,

1) Bail, Botan. Ztg. 1870, Sp. 400.

daß der untere Teil des Fruchtknotens sein begonnenes Wachstum fortsetzt, während Narben und Griffel ihre Entwicklung abgeschlossen haben.

Untersucht man einen jungen Fruchtknoten, an dem die Narben aus den Deckschuppen hervorragen, so findet man bereits die Samenanlagen als abgerundete Höcker an einer wandständigen Plazenta angelegt. Meine Befunde in bezug auf die Plazentation stimmen im großen und ganzen mit denen Schacht's[1]) überein. Die Plazentation bei den Betulaceen ist eine wandständige, während Nawaschin[2]) von einer Zentralplazenta spricht. In nachfolgenden Zeilen möchte ich die Beweise für meine Annahme erbringen.

Ursprünglich werden in dem Fruchtknoten der Betulineen, wie bei Corylus[3]), meiner Meinung nach, auf jeden Fall vier Samenknospen angelegt, also an jeder wandständigen Plazenta zwei, welche zwei und zwei einander gegenüber stehen und werden erst durch nachträgliche Verdrängung eine oder zwei Samenanlagen unterdrückt. Die Angabe Schacht's[4]), welcher einen fruchtbaren und einen unfruchtbaren Samenträger unterscheidet, ist hierin allerdings unrichtig, denn bei genauer Untersuchung zeigt sich, daß beide Plazenten normalerweise Samenanlagen hervorbringen. Selten entwickeln sich alle vier Samenanlagen gleichmäßig, doch läßt es sich in einer größeren Anzahl von Blüten beobachten. Wenn die Unterdrückung bezw. Nichtanlage, was vielleicht aus dem vorigen durch eine Reihe von Entwicklungsperioden eine erbliche Eigenschaft geworden ist, zwei Samenanlagen berührt, so sind es bald zwei der gleichen Plazenta oder häufiger eine von jeder Plazenta, die rechtsseitige von der einen und die linksseitige von der anderen oder umgekehrt. Daraus folgt, daß die Spalte zwischen den Samenanlagen, welche man auf dem Querschnitte findet, anstatt geradlinig zu bleiben, in zwei kleinen Bögen erscheint, die Ende gegen Ende gesetzt sind oder auch in der Form eines S. Wenn die beiden Plazenten sich in der Mitte des Fruchtknotens vereinigt haben, stellt dieser zwei Fächer dar und die Samenanlagen, die sie einschließen, gehören entweder derselben oder zwei verschiedenen Plazenten an (Taf. I Fig. 24 *a—d*). Die Untersuchung der Plazentation an freipräparierten Samen-

1) Schacht l. c., pag. 33 ff.

2) Nawaschin, 1. Über die gemeine Birke l. c. 2. Kurzer Bericht über die Studien der Embryologie der Betulineen. Berichte der Deutschen bot. Gesellschaft, Bd. XII, pag. 163.

3) Baillon, Traité du développement de la fleur et du fruit.

4) Schacht l. c., pag. 49.

anlagen hat Nawaschin auf jeden Fall irregeleitet, wenn er pag. 10[1]) schreibt: „Die anatomische Untersuchung der abnorm ausgebildeten Fruchtknoten zeigte mir weiter, daß die Fähigkeit der Erzeugung von Samenknospen dem Schacht'schen unfruchtbaren Samenträger überhaupt abgeht, denn derselbe trägt keine Samenknospe, auch da wo die letzteren in dem Fruchtknoten in Mehrzahl erzeugt werden usw."; ich verweise zur Wiederlegung nur auf die Taf. I Fig. 24 *a—d*). Aus den Figuren, welche mit denen Nawaschin's vollständig übereinstimmen, läßt sich die wandständige Plazentation und die spätere Verwachsung der beiden Samenträger deutlich zeigen. Es dürfte, wenn die Samenknospen an einer Zentralplazenta entständen, an den Zeichnungen (Taf. I Fig. 29—31), welche nach freipräparierten Samenanlagen entworfen, die Linie *x* nicht vorhanden sein. Dann schreibt Nawaschin: „Die zentrale Plazenta nimmt ihrer ganzen Länge nach eine zentrale Stellung ein und enthält zwei nach der Mediane orientierte Gefäßbündel." Es zeigt gerade die Figur, die Nawaschin zur Erklärung hierfür gibt, daß die linke Samenknospe der oberen, die rechte der unteren Plazenta angehört. Nach dieser Anordnung der Plazenten und Samenanlagen brauchen wir keine Erklärung „weshalb die Samenanlagen wirklich zum Teil der äußeren Wand des Fruchtknotens angewachsen sind" und „weshalb die Samenknospen laterale Stellung einnehmen", sondern dies erklärt sich von selbst und stimmt die Lage der Gefäßbündel mit der wandständigen Plazentation vollständig überein. „Der wulstförmige Fortsatz des Füllgewebes, welcher auf der inneren Wand des Fruchtknotens entsteht und die Furche zwischen den beiden Brückchen ausfüllt", ist wirklich ein zu-

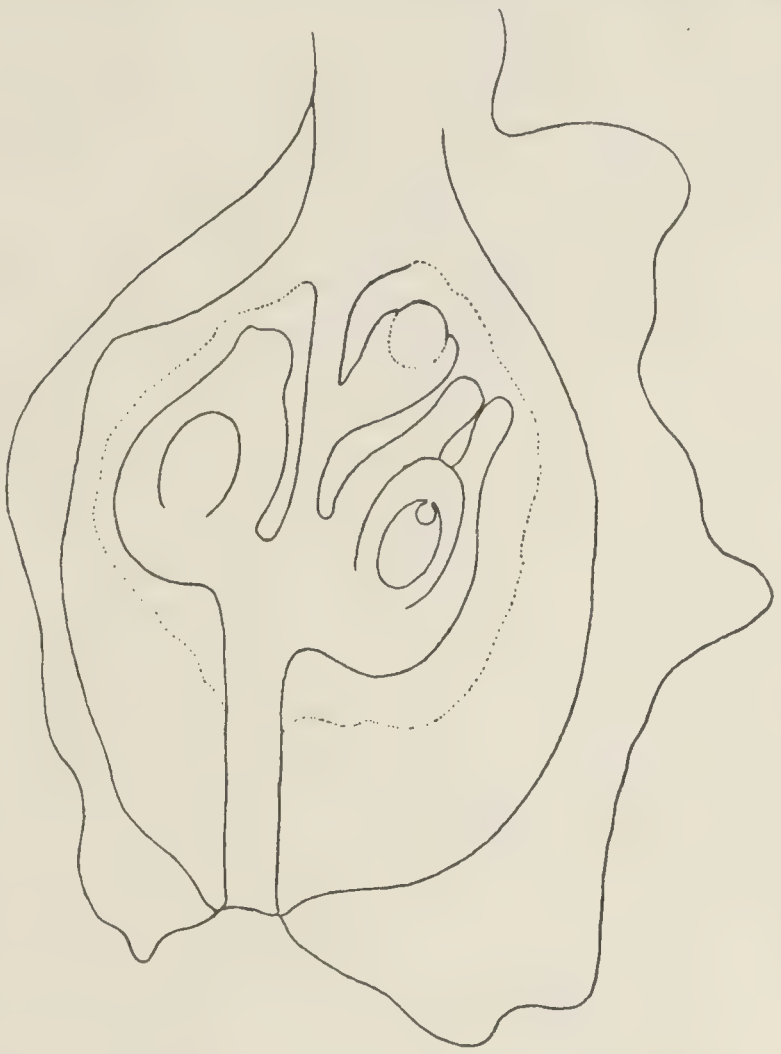


Fig. 4.
Eigentümliche Stellung der Samenanlagen.

1) Nawaschin, Über die gemeine Birke, pag. 10 u. 11.

fällig unfruchtbarer Samenträger. Sehr schön geht dies aus der Zeichnung Nawaschin's Nr. 69 hervor.

Noch deutlicher tritt uns die Verwachsung der beiden wandständigen Plazenten bei der Birke entgegen, „die wulstförmig sich erhebende äußere Wand des Griffelkanals, die in ihrem unteren Teile den „fruchtbaren" Samenträger Schacht's darstellt und welche bis auf die Plazenta

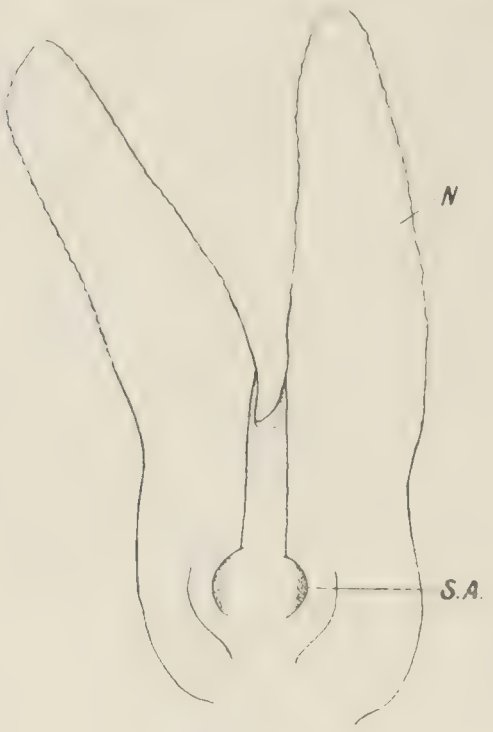


Fig. 5.

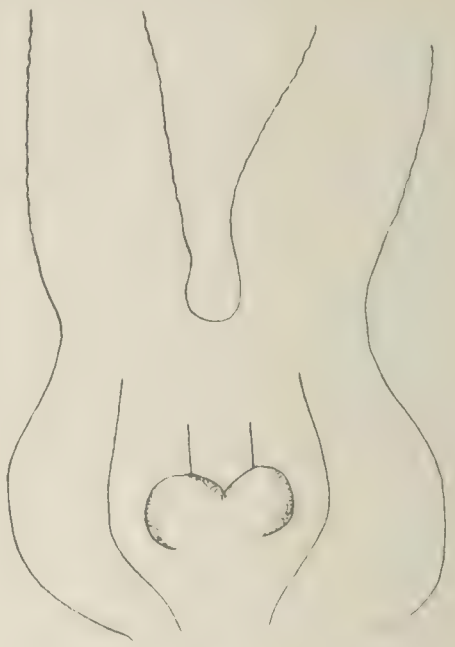


Fig. 6.

Fig. 7.

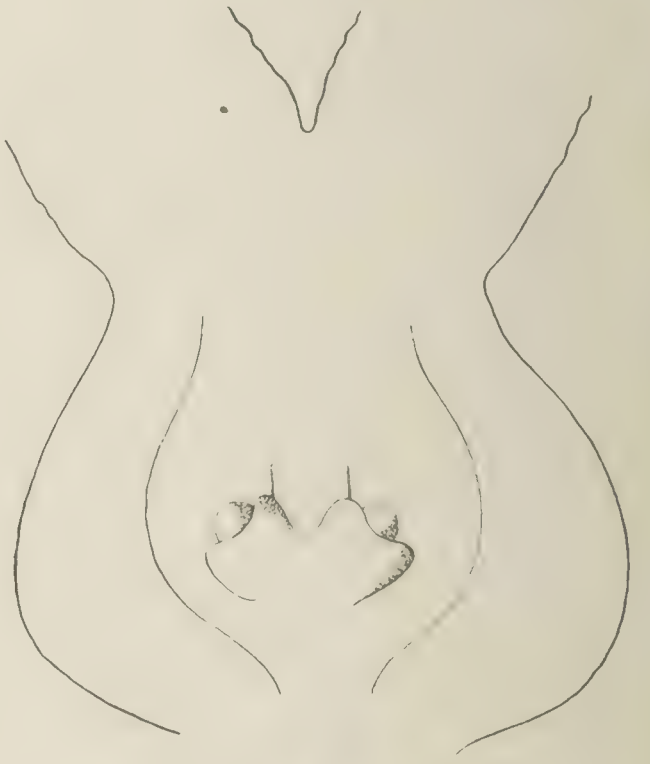


Fig. 8.

Fig. 5—8. Aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien der Samenanlagen. *SA* Samenanlagen; *N* Narben.

hinabreicht und mit derselben verschmilzt". Durch Verschmelzung der beiden Samenträger resultieren die „Brückchen".

In dem Fruchtknoten, den Fig. 4 darstellt, ist die dritte Samenanlage höher inseriert als die beiden anderen, während sonst alle in gleicher Höhe stehen.

Was nun die aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien der Samenanlagen betrifft, so sind dieselben zunächst halbkugelförmig, zur Achse transversal gestellt, dann werden sie konisch und steigen schräg abwärts, dann eiförmig und nehmen nun erst ihre definitive anatrope Lage ein (Fig. 5—8). Die massigen Samenanlagen werden von einem Integument umgeben, das eine allerdings funktionslose Mikropyle umschließt. Haben die Samenknospen diese Entwicklungsstufe erreicht, so beginnt im Nucellus die Anlage des Embryosacks. Der Nucellus, an welchem man an mit Eau de Javelle aufgehellten Präparaten deutlich einen peripherischen und einen inneren Teil unterscheiden kann, kann in seinen einzelnen Entwicklungsstadien in seinen Dimen-

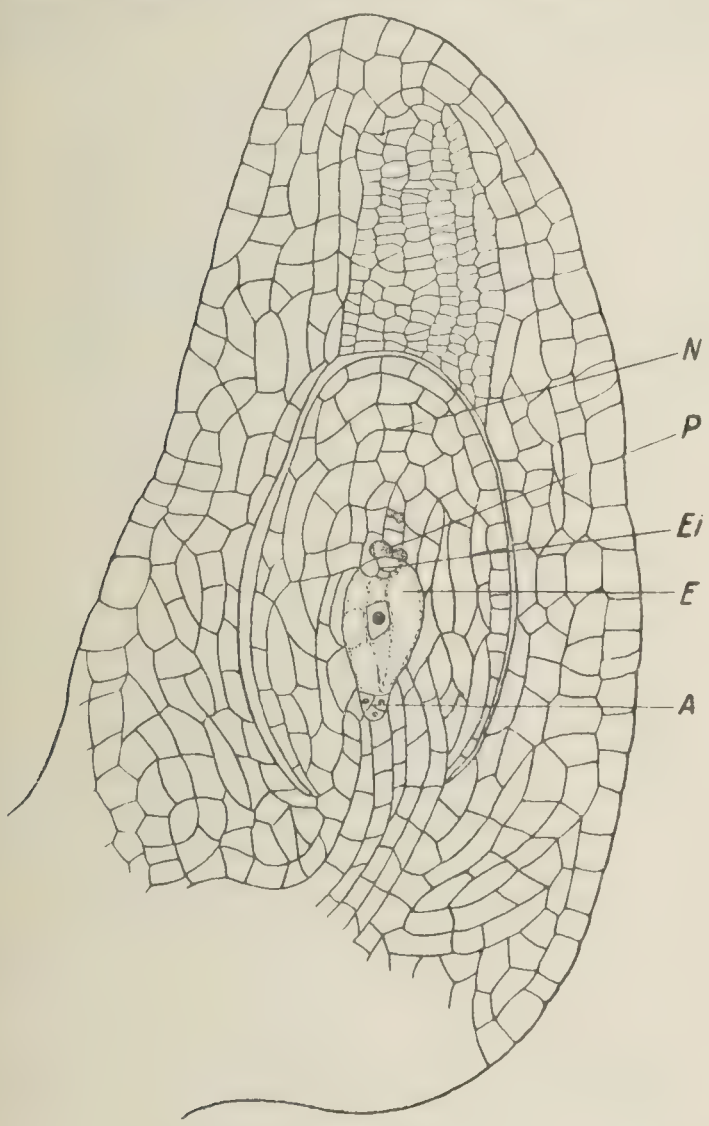


Fig. 9.

Fig. 9. Längsschnitt durch eine Samenanlage.
N Nucellus; *E* Embryosack; *Ei* Eiapparat; *A* Antipoden; *P* Pollenschlauch.

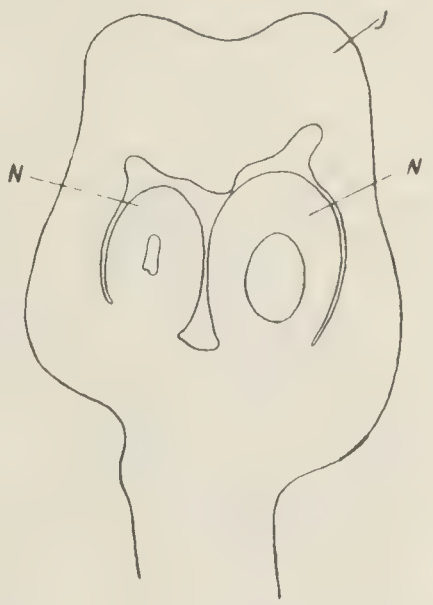


Fig. 10. Ausbildung von zwei Nucelli innerhalb eines Integuments.
N Nucellus; *J* Integument.

sionen stark variieren. Der zentrale Teil ist nach unten in einen kurzen Fuß verschmälert, der bis an die Chalaza reicht und stimmt in seinem Aufbau vollständig mit dem von Betula überein[1]) (Fig. 9).

Einen eigentümlichen Fall stellt Fig. 10 dar, es sind innerhalb eines einzigen Integuments zwei Nucelli ausgebildet.

---

1) Nawaschin, Zur Embryobildung der Birke. Melanges biologiques. Bull. de l'acad. d. sc. d. St. Petersbourg, Tome XIII.

Entwicklung des Embryosackes.

Die Entwicklung des Embryosackes von Alnus alnobetula erfolgt im wesentlichen genau wie die von Betula alba nach dem den meisten Angiospermen typischen Modus. Man könnte durch das Referat in dem „Botan. Zentralbl.“[1]) über Nawaschin's Vortrag, das ich hier wörtlich wiedergebe, leicht zu falscher Anschauung kommen. Es heißt dort: „Durch die Bildung der Samenknospe nähert sich Alnus viridis Corylus und Carpinus, weil auch hier sich zwei bis drei Embryosäcke entwickeln usw.“ Wenn auch hier und da, mir ist es nur in zwei Präparaten begegnet, zwei Embryosäcke innerhalb einer Samenanlage zur Ausbildung gelangen, so ist doch die Anlage von nur einem Embryosack als normal zu bezeichnen, während Nawaschin die Anlage von

Fig. 11.

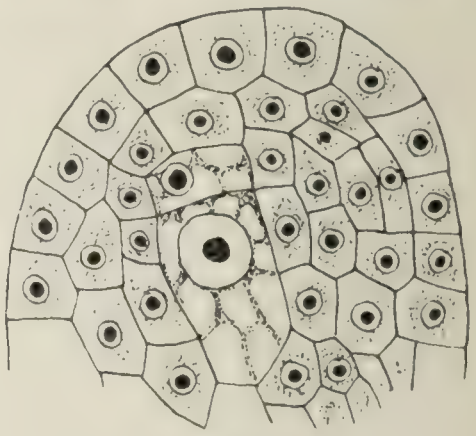


Fig. 12.

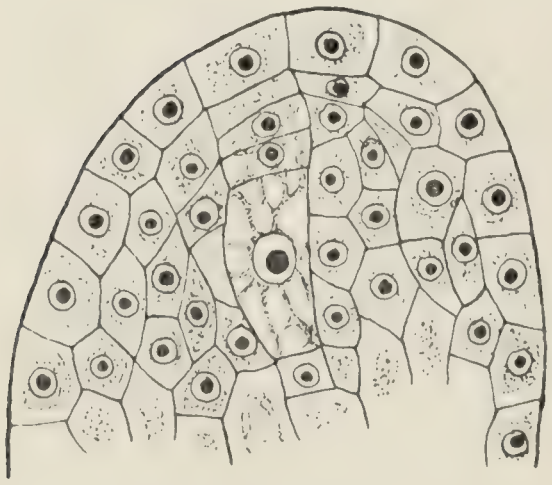


Fig. 13.

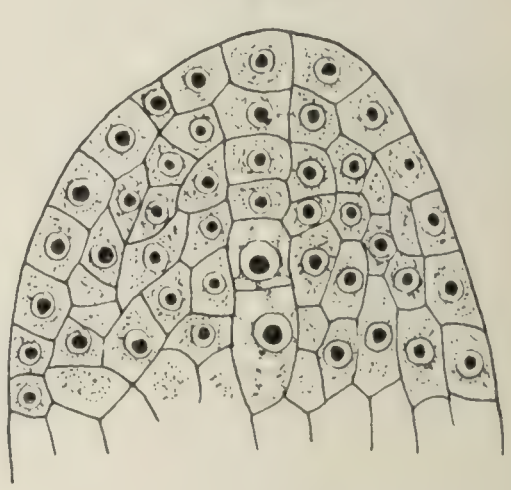


Fig. 14.

Fig. 11—14. Aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien des Embryosacks.

zwei bis drei Embryosäcken bei Alnus viridis als konstant angibt[2]), und ist das sporogene Gewebe, aus dem sich der Nucellus von Corylus reichlich zusammensetzt, bei Alnus alnobetula auf eine, hier und da auf zwei Zellen beschränkt.

Die unter der Epidermis des Nucellus gelegene Zelle, die Mutterzelle des Embryosackes, welche sich durch besondere Größe auszeichnet,

1) Botanisches Zentralbl., Bd. LXXVII, pag. 106. Bericht über die Sitzungen der botanischen Sektion der Naturforscherversammlung in Kiew.

2) S. Nawaschin, Zur Entwicklungsgeschichte der Chalazogamen. Corylus avellana. Bulletin de l'acad. impériale des sciences de St. Petersbourg, Tome X, Nr. 4, April 1899.

und deren Zellkern bedeutende Dimensionen erreicht, zerfällt durch eine periklin gerichtete Wand in zwei Hälften (Fig. 11). Durch wiederholte Teilung der unteren größeren Zelle entstehen aus der Embryosackmutterzelle vier Zellen (Fig. 12—14). Die unterste dieser Zellen fängt

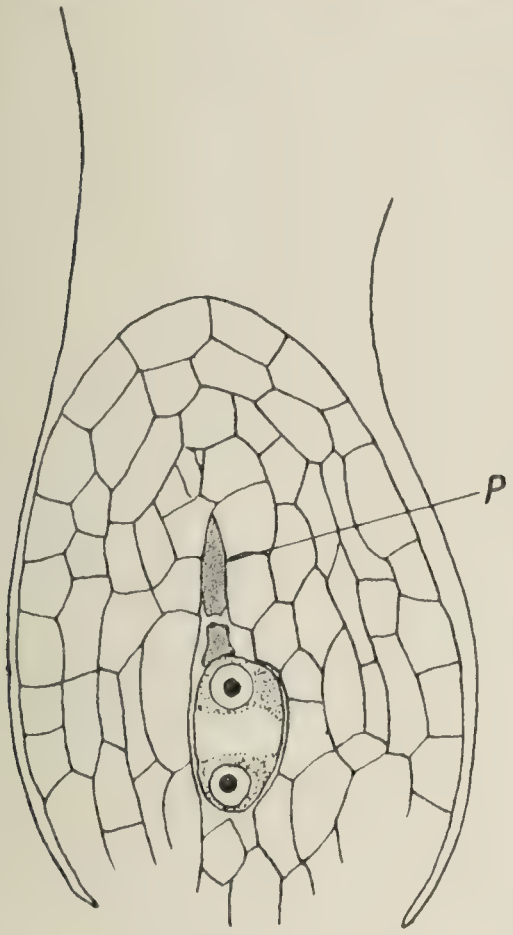


Fig. 15.

sich zu strecken an und teilt sich der Zellkern, ohne daß dabei eine weitere Zellteilung eintritt. Es lagern sich die beiden Kerne an die Enden des Embryosackes innerhalb einer Plasmaansammlung (Fig. 15). Auf dieses Stadium folgt eine Verdoppelung der Kerne (Fig. 16). Dann teilen sich die vier Kerne nochmals, so daß vier Kerne im oberen, vier im unteren Ende des Embryosackes zu liegen kommen (Fig. 17). Mit diesem letzten Teilungsschritt ist eine

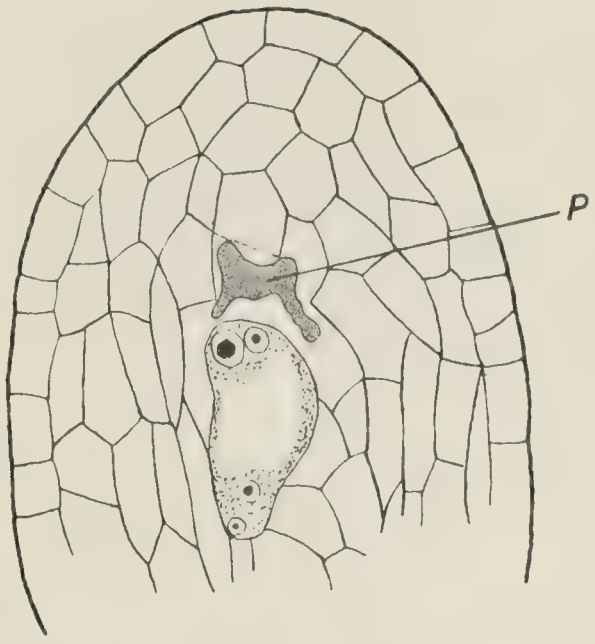


Fig. 16.

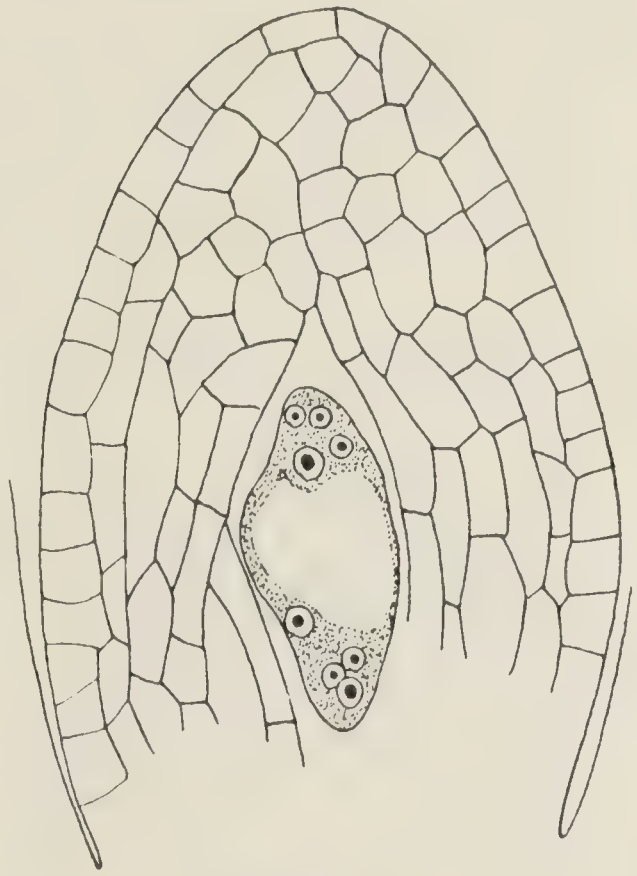


Fig. 17.

Fig. 15—17. Kernteilung im Embryosack.
P Pollenschlauch.

Differenzierung von Zellen um je drei der Kerne in den beiden Enden des Embryosackes verbunden (Fig. 18). Der wachsende Embryosack dringt mit seinem unteren zugespitzten Ende in das Nucellargewebe ein, die Zellen des letzteren verdrängend. Zu gleicher Zeit werden

auch die seitlichen Zellen verdrängt. Eine Verdrängung der Schwesterzellen des Embryosackes in gleich hohem Maße war nie bemerkbar, daß also der Embryosack die Epidermiskappe erreicht hätte.

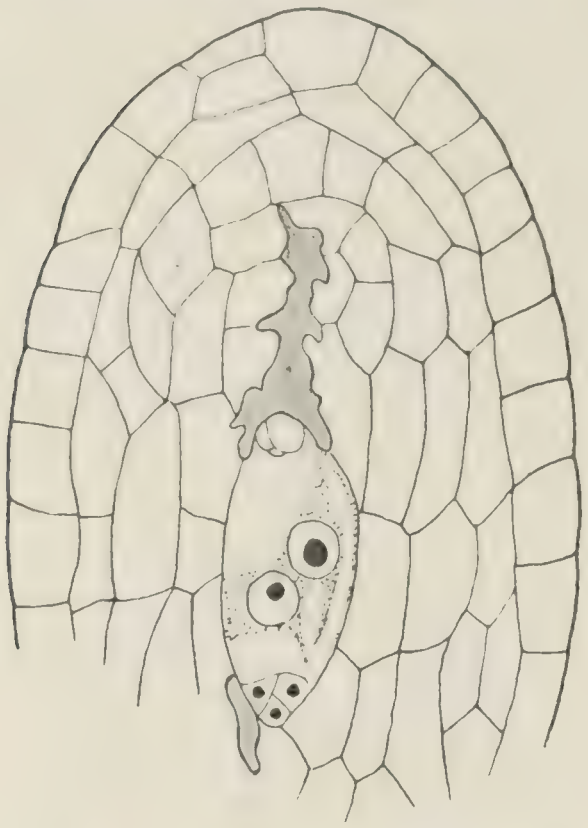


Fig. 18. Ausgebildeter Embryosack mit Pollenschlauch.

Das obere Ende des Embryosackes füllen die beiden Synergiden aus, an dieselben anschließend entsteht das etwas tiefer inserierte Ei, während der Schwesterkern des Eikernes als freier Embryosackkern in die Embryosackhöhlung zu liegen kommt. Das untere, in der Regel zugespitzte Ende wird von den drei Antipoden, welche in zwei Reihen (zwei in der oberen, eine in der unteren) angeordnet sind, eingenommen, während der vierte Kern des unteren Teiles ebenfalls in das Innere des Embryosackes gewandert ist. Diese beiden Kerne sieht man in einem starken Plasmastrang eingelagert (Fig. 18), wo sie dann nach vollständiger Ausbildung des Embryosackes verschmelzen. Der sekundäre Embryosackkern tritt dann in Teilung ein

Fig. 19 u. 20. Ausbildung von zwei Embryosäcken innerhalb eines Nucellus.

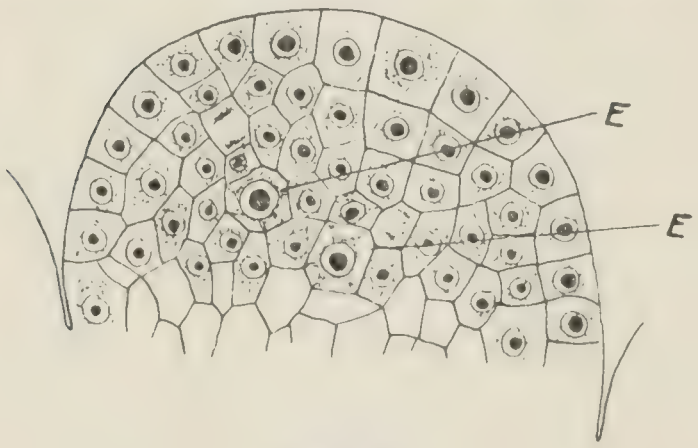


Fig. 19.

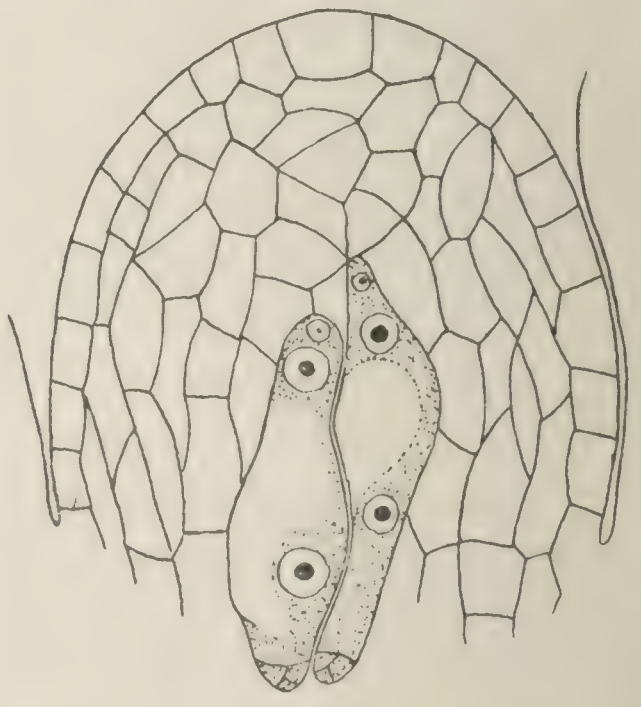


Fig. 20.

und wird die Zahl der Kerne durch weitere Teilung vermehrt, welche strahlenförmig von Protoplasma umgeben sind und zur Bildung des Endosperms führen.

Die Figuren 19 u. 20 zeigen die Entstehung zweier Embryosäcke in einem Nucellus und findet sich hier ein ähnlicher Fall, wie ihn

Straßburger[1]) für Lamium maculatum beschreibt, daß nämlich zwei völlig gleiche subepidermoidale Zellen gleichberechtigt die Rolle der Embryosackmutterzelle übernehmen können. Diese Zellen gehen in oben beschriebener Weise die charakteristischen Teilungen ein.

Bestäubung und Befruchtung.

Wie Nawaschin bereits für Betula beschrieb, erfolgt auch bei Alnus alnobetula die Bestäubung noch lange bevor die Samenanlagen entwickelt sind, sie stellen zu dieser Zeit schwache Hervorwölbungen an der Plazenta ohne irgend welche Gliederung dar. Die Pollenkörner bleiben an den klebrigen papillenartig ausgebildeten Epidermiszellen der Narbe hängen. Sie treiben Schläuche, welche oft erst nach vielen Windungen zwischen die Zellen der Epidermis eindringen und dann zwischen den lockeren langgestreckten Zellen der Narbe abwärts wachsen, um, wie ich aus der mir von Prof. Nawaschin gütigst überlassenen Skizze ersehen konnte, in das Gewebe des Fruchtknotens zu gelangen. Indem der Pollenschlauch weit von der Mikropyle entfernt hinabsteigt, dringt er in den Scheitel der Plazenten ein und erreicht von dort durch den Funiculus die Chalaza (Fig. 21 u. Taf. I Fig. 25 und 26). Welche Wachstumsrichtung wohl auf der Unfähigkeit des Pollenschlauchs zum Wachstum durch Hohlräume liegt[2]).

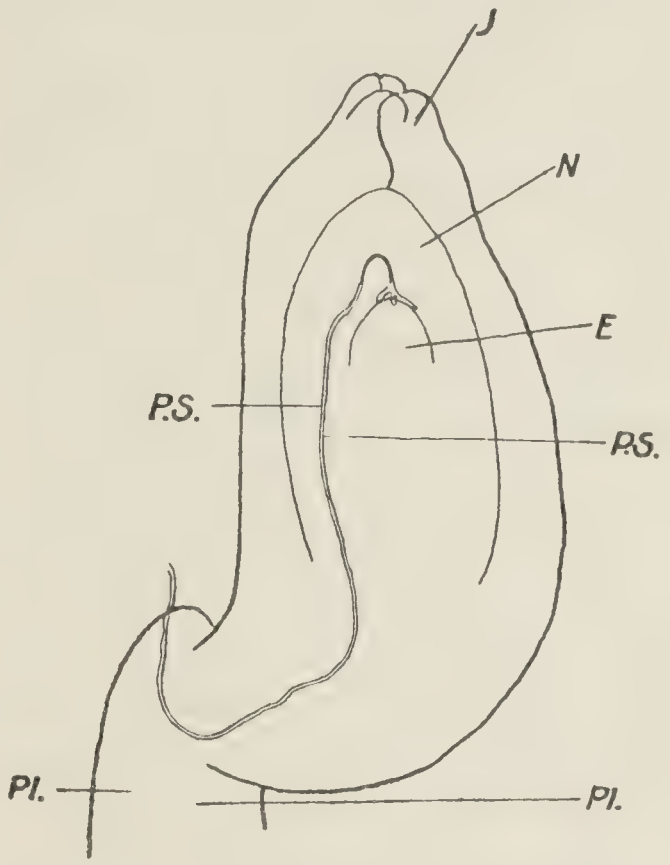


Fig. 21. Samenanlage mit Pollenschlauch. *Pl* Placenta; *PS* Pollenschlauch; *J* Integument; *N* Nucellus; *E* Embryosack. (Nach Nawaschin.)

Nachdem die Samenknospen einen gewissen Entwicklungszustand erreicht, ist der Pollenschlauch im Nucellus sichtbar. Von der Chalaza aus bahnt er sich seinen Weg, die Zellen des aufgelockerten Nucellargewebes auseinanderzwängend, bis fast an die Nucelluskappe, um dann in scharfem Bogen an den Scheitel des Embryosackes zu gelangen, noch lange bevor der Embryosack seine volle Ausbildung erreicht, also der Eiapparat noch unentwickelt ist. Meist enthält zu dieser Zeit der

1) Straßburger, Die Angiospermen und Gymnospermen, Jena 1879, pag. 12.
2) Nawaschin, Über die gemeine Birke, pag. 37.

junge Embryosack zwei oder vier Kerne (Fig. 14 u. 15). Nach Ausbildung des Geschlechtsapparates entsendet der Pollenschlauch blasenartige Ausstülpungen aus dem unregelmäßig erweiterten und aufgetriebenen Teile, welcher den Embryosack am Gipfel bedeckt (Taf. I Fig. 25). Während Nawaschin bei dem Wachstum des Pollenschlauches in der Birkenknospe eine vierwöchentliche Ruhezeit feststellen konnte[1]), konnte ich dies bei Alnus alnobetula nicht finden. Bei meinem ersten Besuche des Schachengebietes bei Garmisch am 31. Mai hatten die männlichen Blüten noch nicht gestäubt und waren die weiblichen zum großen Teile noch in den Knospen eingeschlossen. Am 24. Juni waren die Pollenschläuche über dem Gipfel des Embryosackes angelangt, am 29. Juni war Befruchtung eingetreten und bereits ganz junge Embryonen zu finden. Wahrscheinlich hängt dies mit der überaus kurzen Sommerzeit, die in dem dortigen Gebiete herrscht, zusammen, denn es sind kaum vier Monate für die Entwicklung günstig und können, wie heuer, die mannshohen Sträucher bereits im August von Schnee vollständig bedeckt sein. Wir können also hier von einem „untätigen Verweilen“ des Pollenschlauches nicht sprechen[2]).

Nach meinen Präparaten, in denen ich den Pollenschlauch nur vom Funiculus bis zum Embryosack verfolgen konnte, kann ich nicht konstatieren, ob der Pollenschlauch ähnliche Fortsätze bildet, wie Nawaschin bei der Birke feststellt[3]), die der Pollenschlauch gerade an solchen Stellen zu treiben pflegt, wo er sozusagen auf einen Kreuzweg geraten ist, er schlägt dabei nicht immer den geraden zum Ziele führenden Weg ein, sondern den, der ihm den geringsten Widerstand entgegensetzt[4]). Bei der Birke waren auf dem Teile durch den Nucellus keine solche Fortsätze zu sehen, auch hat Nawaschin in seiner Skizze keine solche markiert und nichts davon erwähnt. Gegen Ende der Befruchtung bleibt der Pollenschlauch meist nur noch auf dem Embryosackscheitel sichtbar. Den Verlauf des Pollenschlauches verfolgte ich teils an aufgehellten Präparaten; indem ich die Samenanlagen herauspräparierte, mit Eau de Javelle behandelte und nach dem Auswaschen mit Wasser zunächst in eine Glyzerinmischung, bestehend aus 3 Teilen Wasser, 2 Teilen Alkohol und 1 Teil Glyzerin, brachte, und dann durch Stehenlassen an der Luft die Lösung konzentrierte, wobei noch zu bemerken ist, daß es bei diesem Verfahren sehr auf die Stärke

1) Nawaschin, Über die gemeine Birke, pag. 20.
2) Schacht, Beiträge zur Anatomie und Physiologie, pag. 33 ff.
3) Nawaschin, Über die gemeine Birke, pag. 21.
4) Ders., Ibid., pag. 25.

und die Einwirkungsdauer des Reagenzes ankommt. Teils untersuchte ich ihn auf Serienschnitten, wobei der Pollenschlauch nach der von mir angewandten Färbemethode deutlich hervortritt.

Daß jedoch bei Alnus alnobetula zur Anlage und Weiterentwicklung die Reizwirkung des Pollenschlauches nicht notwendig ist[1]), habe ich experimentell nachgewiesen, indem ich die weiblichen Blütenkätzchen lange vor dem Aufblühen in Batistsäckchen eingebunden. Ich stellte hierbei fest, daß die Embryosäcke sich in den steril gehaltenen Blüten vollständig entwickelt und erst dann der Desorganisation anheimfallen. Es herrscht hier also auch keine Par-

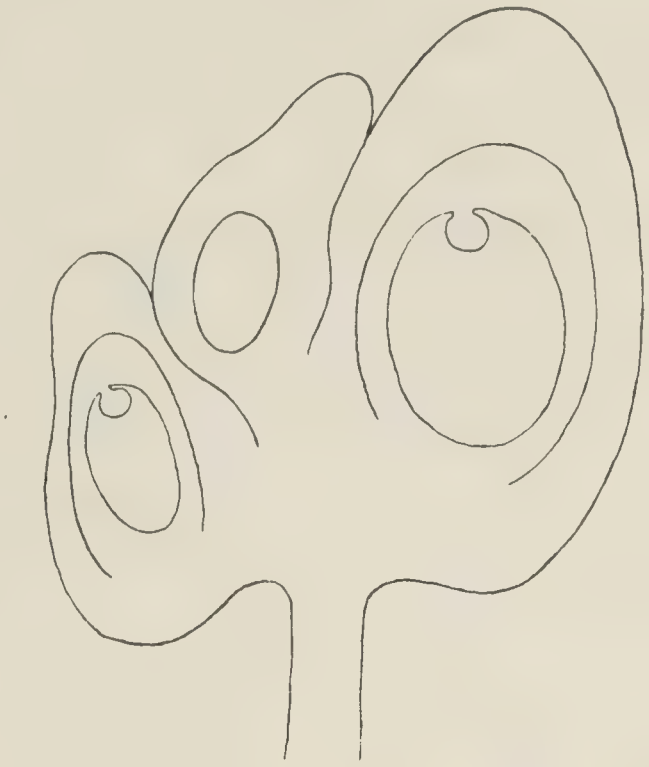


Fig. 22. Befruchtung von zwei Samenanlagen in einem Fruchtknoten.

Fig. 23.

Fig. 24.

Fig. 23 u. 24. Zwei Embryonen in einem Embryosack.

1) Goebel, Organographie der Pflanzen, pag. 793.

thenogenese, nirgends konnte ich in diesen sterilen Blüten Embryobildung nachweisen.

Die Teilungen der Eizelle und die Embryoentwicklung bietet gegenüber den übrigen Dikotyledonen nichts besonderes. Die befruchtete Eizelle gestaltet sich nicht in toto zum Embryo, sondern entwickelt denselben aus dem unteren Teile der Embryoanlage, während aus dem oberen der Embryoträger hervorgeht, dessen Funktion eine doppelte ist[1]): 1. Die Aufnahme von Nährmaterial und 2. den Embryo namentlich während der Keimung in die richtige Lage zu bringen.

Wie bei Betula, so fand ich auch bei Alnus alnobetula in ein und demselben Fruchtknoten beide Samenanlagen befruchtet und in jeder einen wohlentwickelten Embryo. Normalerweise ist das Auftreten eines einzigen Samens das Resultat eines Wettstreites der beiden befruchteten Samenknospen (Fig. 22).

Wie aus den Figuren 23 u. 24 ersichtlich, sind innerhalb eines Embryosackes zwei Embryonen entstanden. Ob hier der Schwesterkern der Eizelle zur Bildung des zweiten Eies verwertet wird, also der untere Kern allein den Embryosack zu versorgen hat[2]) oder ob eine der Synergiden durch Befruchtung zu einem Embryo auswächst, konnte ich nicht feststellen, doch vermute ich das erstere.

Zusammenfassung.

Bei Alnus alnobetula und noch wenig anderen Alnus-Arten fehlt das für Alnus konstante Hypoderm, das bei den Betula-Arten nicht vorkommt.

Alnus alnobetula hat wie Betula nur zweierlei Haare.

In der deutlichen Ausbildung von Palissaden- und Schwammparenchym unterscheidet sich Alnus alnobetula von den anderen Alnus-Arten und gleicht Betula.

Die Blattstellung stimmt bei Alnus alnobetula und den Betula-Arten überein.

Rinde und Holz haben bei Alnus alnobetula und Betula gleichen anatomischen Bau, nur unterscheiden sie sich in der Breite der Markstrahlen. Alnus alnobetula hat, wie die anderen Alnus-Arten, zweireihige Markstrahlen, während die Betula-Arten drei- bis vierreihige besitzen.

---

1) Goebel, Organographie der Pflanzen, pag. 810.
2) Ders., Ibid.

Der Hof der Gefäßtüpfel hat bei Alnus alnobetula wie bei Betula einen Durchmesser von 0,0017 mm, während der der anderen Alnus-Arten 0,003—0,004 mm beträgt.

In der Form des Markes unterscheidet sich Alnus alnobetula von den anderen Alnus-Arten, welche ein dreieckiges Mark besitzen und gleicht Betula.

In der Gestaltung der Blüten stimmen die beiden Pflanzen überein, oder sie sind doch durch Übergänge verbunden.

Wie bei Betula so findet auch bei Alnus alnobetula häufig eine teilweise Unterdrückung von Perigon- und Staubblättern statt.

Bei Alnus alnobetula verharren die weiblichen Blüten wie bei Betula während des Winters in Knospenschuppen, während die aller anderen Alnus-Arten nackt überwintern.

Im weiblichen Dichasium ist die Mittelblüte bei Betula in der Regel vorhanden, jedoch hier und da unterdrückt, aber auch bei Alnus ausnahmsweise ausgebildet oder doch angelegt.

Wie in dem männlichen Blütenstand von Betula, so sind auch in dem von Alnus alnobetula nur zwei Vorblätter vorhanden, in dem weiblichen dagegen sind vier ausgebildet, während Betula nur zwei besitzt.

Alnus alnobetula unterscheidet sich von Betula durch die Anzahl der Staubfäden und die Gestalt der Pollenkörner, welche fünf Austrittstellen besitzen, nur ausnahmsweise kommen solche vor, welche, wie Betula, dreiporig sind.

Die Ausbildung der Samenanlagen, die Embryosackentwicklung und die Befruchtung, welche chalazagam ist, stimmt bei beiden Pflanzen überein.

Die Plazentation ist wandständig.

Die Frucht besitzt bei Alnus alnobetula wie bei Betula große durchscheinende Flügel.

Der Fruchtstand unterscheidet sich dadurch, daß bei Alnus alnobetula die Schuppen nach dem Ausfallen der Frucht an der Achse stehen bleiben, während bei Betula sich die Schuppen samt den Nüßchen von der Spindel loslösen.

Die Mycorrhizen von Alnus alnobetula.

Die Wurzelanschwellungen der Erlen bilden korallenähnliche, kurze vielverzweigte Ästchen, die an ihrer Spitze durch einen Vegetationspunkt wachsen und sich gabelartig verzweigen und oft zu faustgroßen knollenartigen Komplexen vereinigt sind. Sie sind von einer Korkhaut bedeckt, welche auch den Vegetationspunkt umzieht. Das den zentralen Gefäßbündelstrang umgebende Rindengewebe, das aus weiten Parenchymzellen aufgebaut ist, enthält die eigenartigen Gebilde, deren Pilznatur

Fig. 25. Pflänzchen von Alnus alnobetula mit Mycorrhizen.

zuerst von Woronin[1]) erkannt wurde. Möller[2]) hielt dieselben für Plasmodiophora. Während Brunchorst, Möller und Frank[3]) in dem Symbionten einen äußerst feinfadigen Pilz erkannten, dem Ersterer den Gattungsnamen „Frankia“ gegeben hat, zeigt Shibata[4]) in seiner ausführlichen Arbeit über die endotrophen Mycorrhizen, daß der Alnuspilz

---

1) Woronin, Mém. de l'acad. d. sc. de St. Petersbourg 1866.

2) Möller, Berichte d. Deutsch. bot. Gesellsch. 1885/1890.

3) Frank, Berichte d. Deutsch. bot. Gesellsch. 1887/1889. — Lehrbuch der Botanik.

4) Shibata, Cytologische Studien über die endotrophen Mycorrhizen. Jahrbücher f. wissensch. Botanik 1902, Bd. XXXVII.

einen Zellbau besitzt, der vielmehr den Bakterien als den echten Fadenpilzen zukommt und erinnert Shibata an die Ähnlichkeit des Pilzes mit der als Mycobacterium bezeichneten Wuchsform der Tuberkelbazillen.

Die Mycorrhizen treten bereits an ganz jungen Pflänzchen auf und erreichen an ein- und zweijährigen Pflanzen ganz ansehnliche Größe.

Daß die Pilzsymbiose das Vermögen der Assimilation von freiem Stickstoff hat, zeigen die Versuche von Nobbe[1]) und Hiltner[2]).

Als Untersuchungsmaterial benützte ich die Wurzelanschwellungen von Alnus alnobetula und erlangte durch Anwendung der Flemmingschen Fixierungsmethode befriedigende Resultate. Die Mycorrhizen wurden teils mit starker Chrom-Osmiumsäure-Eisessiglösung, teils mit 1:1 verdünnter Lösung fixiert und in Alkohol gehärtet. Die Schnitte, deren Dicke ca. 5 μ betrug, färbte ich entweder direkt mit Pianese von 2—24 Stunden oder behandelte dieselben zur Aufhellung zunächst mit einer kaltkonzentrierten Chloralhydratlösung und ließ sie nach Auswaschen über Nacht in Pianese-Farbstoff, spülte zunächst mit Essigsäure-Alkohol, dann mit reinem Alkohol ab und brachte sie nach Behandlung mit Xylol in Kanadabalsam. Dabei erhielt ich tadellos übersichtliche Bilder. Da die Alnusknöllchen von vieljähriger Dauer sind und mit ihrer Spitze wachsen, kann man auf einem einzigen Längsschnitt sämtliche Entwicklungsstadien des Pilzes finden. Die Infektion der Zellen erfolgt dicht unter dem Meristem, wo die parenchymatischen Zellen von äußerst feinen Pilzfäden durchwachsen werden. Die noch

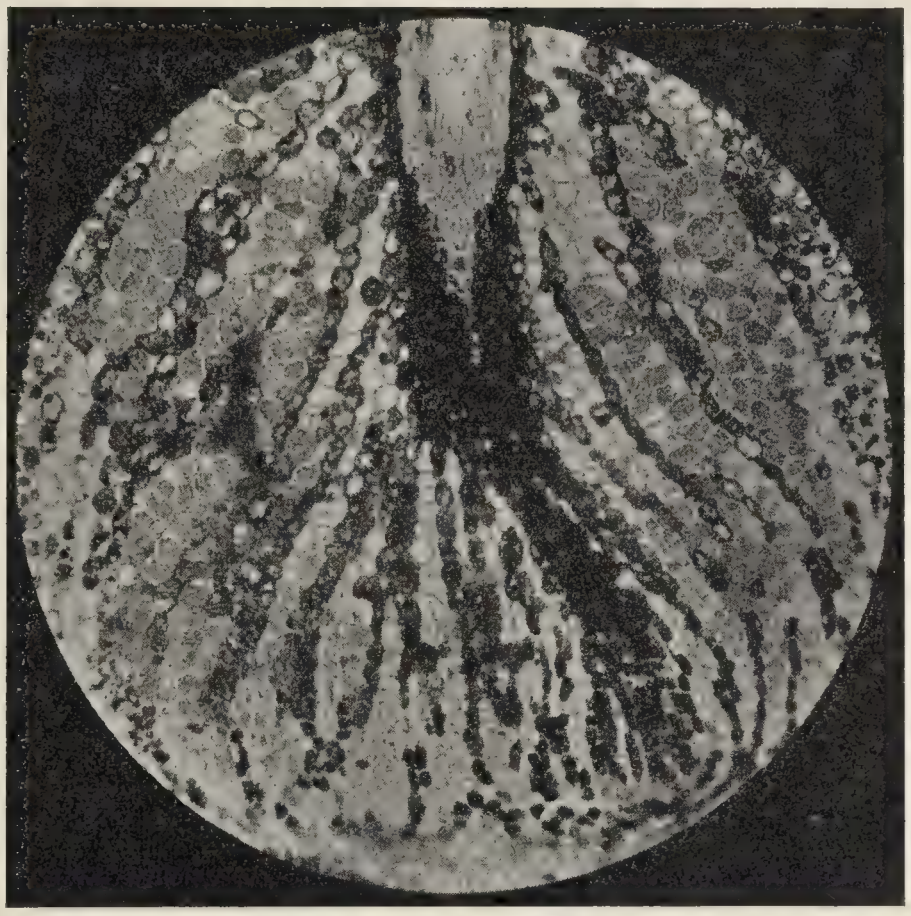


Fig. 26. Längsschnitt durch eine Wurzelanschwellung von Alnus alnobetula.

1) Nobbe u. Hiltner, Die endotrophe Mycorrhiza von Podocarpus und ihre physiologische Bedeutung. Landwirtsch. Versuchsstation, LI, 1899.

2) Hiltner, Über die Bedeutung der Wurzelknöllchen von Alnus glutinosa für die Stickstoffernährung dieser Pflanze. Landwirtsch. Versuchsstation, XLVI, 1899.

nicht vom Pilze befallenen Knöllchenzellen weisen, wie bereits Shibata gezeigt, einen normalen Bau auf. Sie besitzen wandständiges Protoplasma und je einen Zellkern. In den meristematischen Zellen besitzt der rundliche Kern ein sehr schön ausgeprägtes Liniennetzwerk, an dessen Schnittpunkten sich zahlreiche Chromatinkörperchen und ein bis zwei Nukleolen befinden (Fig. 27). Der eindringende Pilz ruft eine eigentümliche Umgestaltung des Zellkerns hervor. Derselbe nimmt zunächst bedeutend an Volumen zu und zeigt später eine mehr oder weniger gekrümmte oder gelappte amöbenartige Gestalt (Fig. 28).

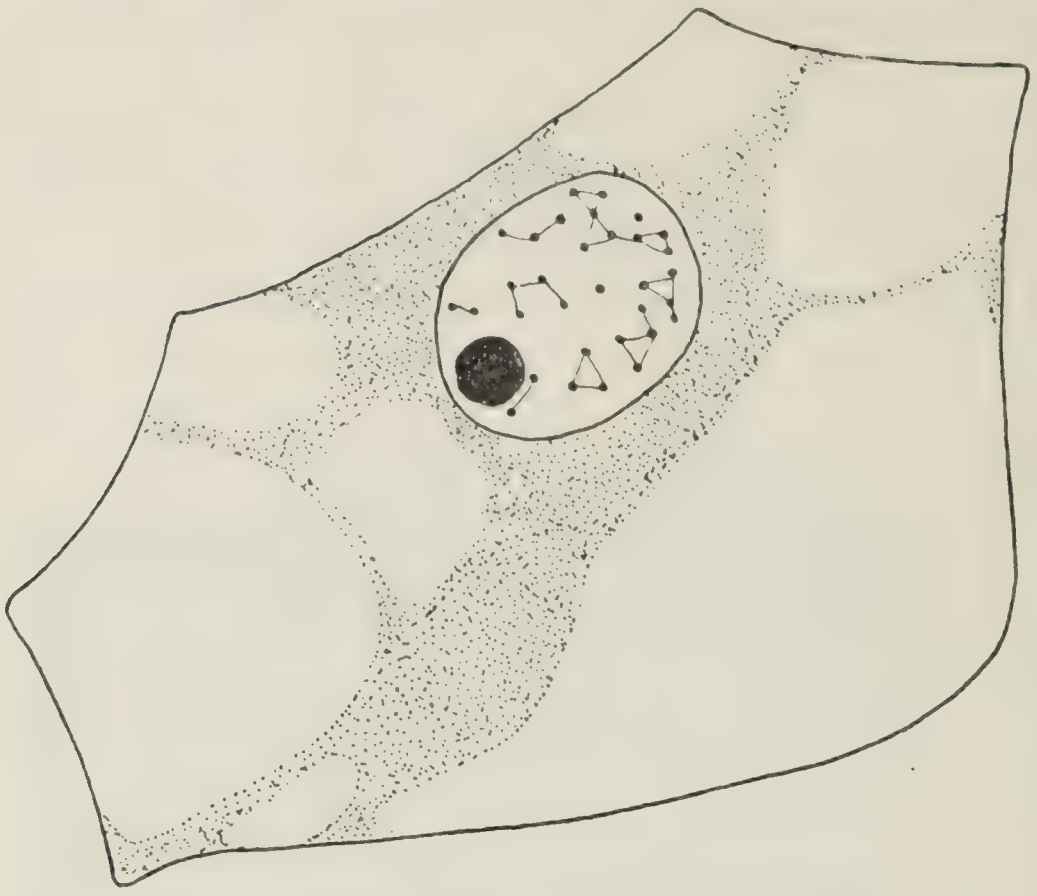


Fig. 27. Meristematische Zelle in der Spitze der Wurzelanschwellung.

Fig. 28. Zellkerne von infizierten Zellen.

Nach außen sieht man die Pilzfäden als wirre Masse die Zelle erfüllen. Ein und denselben Pilzfaden kann man ohne irgendwelche Unterbrechung durch vier bis sechs hintereinander liegende Zellen verfolgen (Fig. 29). Nach der von mir angewandten Färbemethode konnte ich an den Fäden deutlich Zellinhalt und Wand unterscheiden. Die Fäden sind nicht ganz gleichmäßig in ihrer ganzen Länge von Inhalt erfüllt und erscheinen dadurch in mehr oder

weniger lange Teilstücke zerlegt. Wie Brunchorst konnte ich an meinen Präparaten deutliche Querwände feststellen, welche regelmäßig in bestimmten Abständen auftreten und so den Faden zu einem mehr-

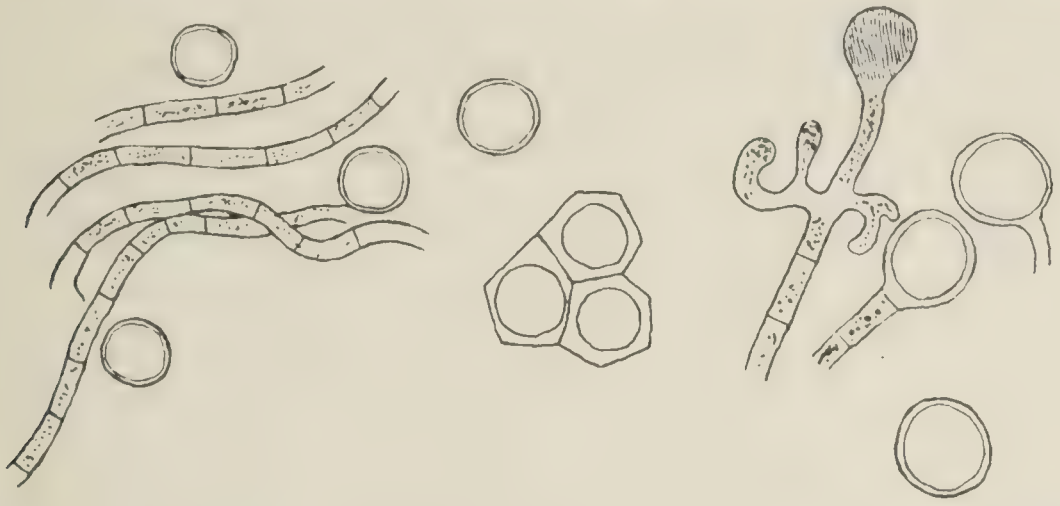


Fig. 29. Pilzfäden. Vergrößerung 1/12 Immers., Okular 12 Zeiss.

Fig. 30. Parenchymatische Zellen, von Pilzfäden durchwachsen.

zelligen Gebilde machen (Fig. 29). Möller und Shibata konnten dies nicht feststellen. Die Fäden zeigen an verschiedenen Stellen Verzweigungen, welche an ihren Enden zu kugelartigen Gebilden anschwellen (Fig. 29 u. 30). An Stellen, wo sich die Inhaltstoffe besonders reichlich ansammeln, schwellen die Fäden zu blasigen Gebilden an und liegen oft drei bis vier derartige Anschwellungen hintereinander (Fig. 30). Die Pilzfäden wachsen zu mehr oder weniger dichten Knäueln heran und erfüllen oft den größten Teil des Zellumens und zerfallen in Teilstücke. An der Peripherie des Fadenknäuels schwellen die Fäden zu kugeligen Bläschen an. Dieselben vergrößern sich, werden später von den Fäden losgelöst und füllen die Zellen vollständig aus, doch kann man sie auch noch in ausgewachsenem Zustand im Zusammenhang mit den Fäden finden (Fig. 30 und 31). In einem bestimmten Stadium liegen die Kugeln einzeln in einer wabenförmigen Masse eingeschlossen (Fig. 32). Auch an den Kugeln, welche nach Ansicht von Brunchorst und Möller die Sporangien der Frankia darstellen, konnte ich deutlich Wand und Inhalt unterscheiden, welch letzterer ein wenig von der Wand zurückgezogen ist. Frank sieht in der Kugelbildung eine Degenerationsform der Pilzfäden. Was die Größe der Kugeln betrifft,

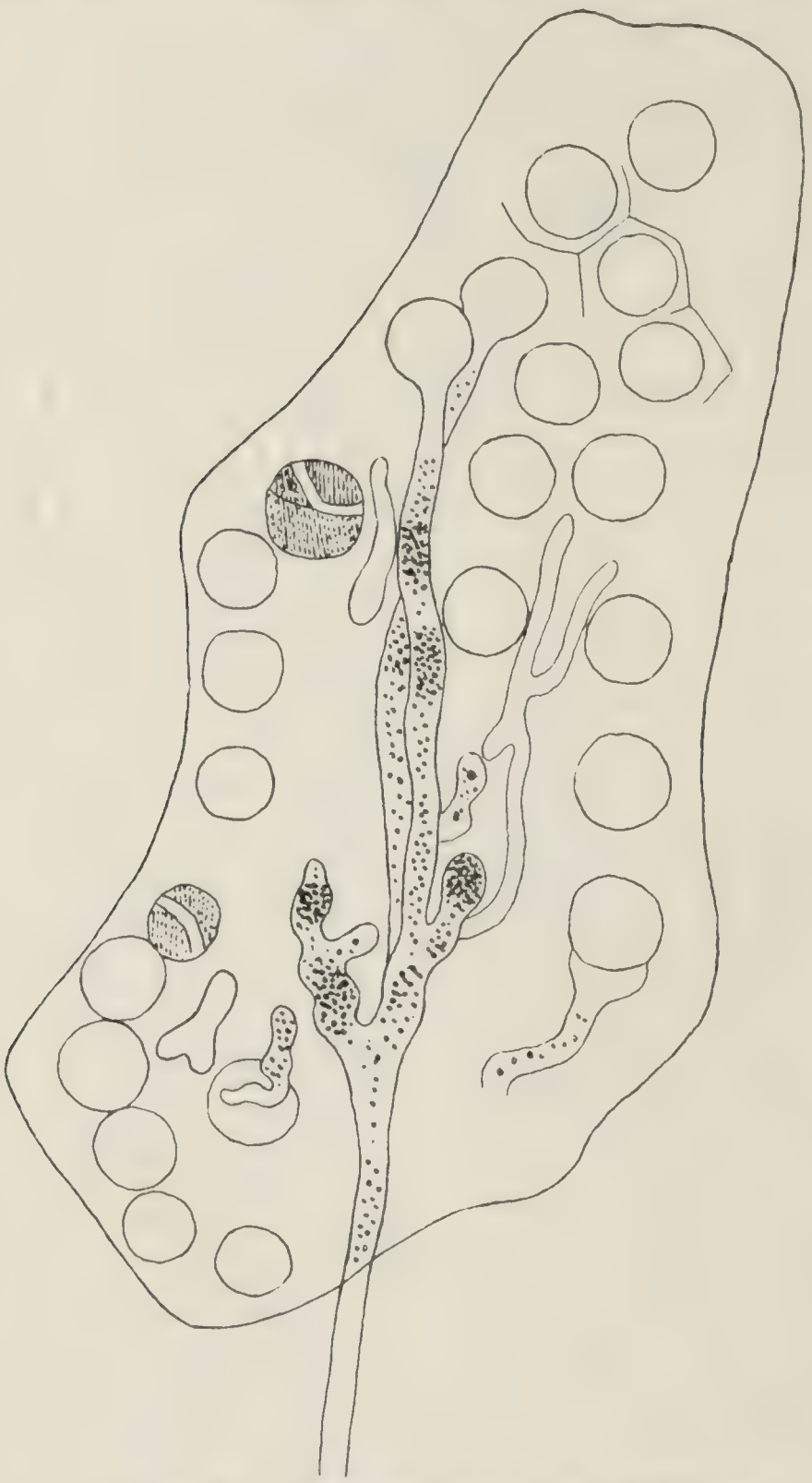


Fig. 31. Anschwellungen der Pilzfäden.

so stimmen meine Messungen mit denen Brunchorst's an den Kugeln in den Mycorrhizen von Alnus incana und glutinosa überein. Es schwankt dieselbe zwischen 4 und 6 μ. Der Inhalt der Kugeln zerfällt in eine große Anzahl kleiner eckiger Teile, aus welchen neue Individuen hervorgehen (Fig. 30 u. 31). In den kugeligen Gebilden und Fäden konnte ich namentlich durch Färbung nach Gramm-Günther kleine Gebilde erkennen, die sich dichter färben, wie solche auch in den Leguminosenknöllchen vorkommen. Sowohl an den Fäden wie an den Kugeln konnte ich immer solche unterscheiden, deren Inhalt reichlich Farbstoff speicherte, andere dagegen, welche substanzarm waren und sich nur schwach färbten. In der weiteren Entwicklung verschwinden allmählich die pilzlichen Elemente. Man sieht in vielen Zellen strukturlose, schwach färbbare Klumpen, in welchen noch Pilzgebilde zerstreut vorkommen. Es dürfte dies derjenige Zustand sein, wo die Auflösung und Verdauung des Pilzes stattfindet.

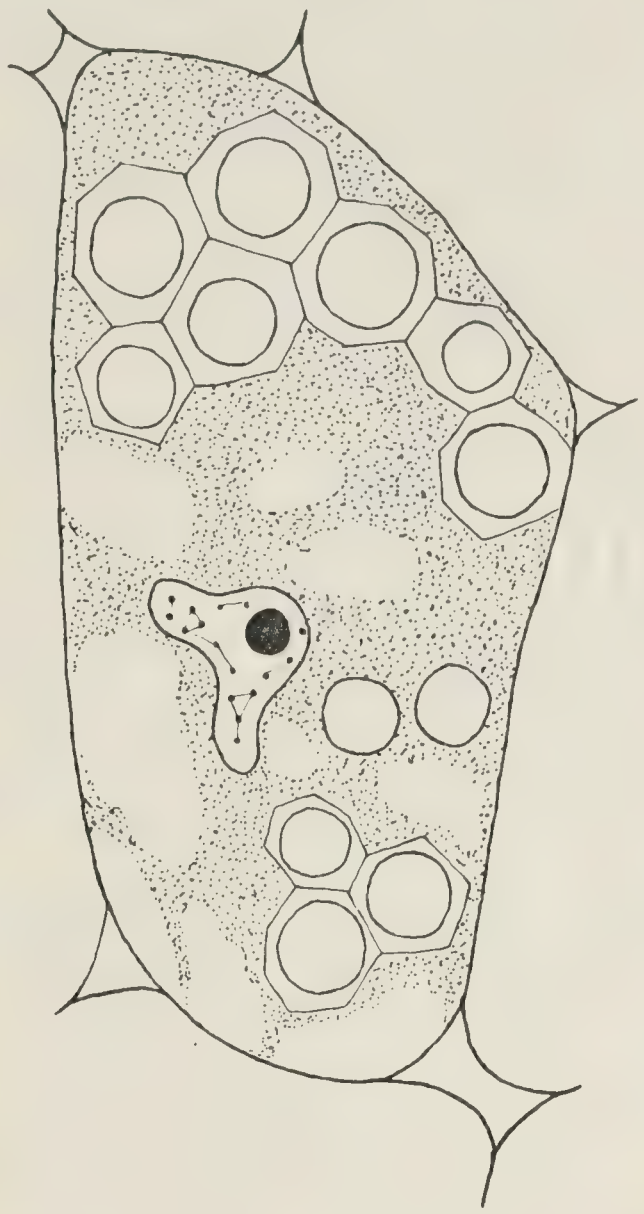


Fig. 32. Die von den Fäden losgelösten Kugeln liegen in cytoplasmatischen Wabenräumen.

Die von Shibata angeführten und genau beschriebenen „Sekretkörperchen“ konnte ich wie Brunchorst in keinem meiner Präparate weder in eben infizierten noch in solchen Zellen finden, in welchen die Verdauung eingetreten war.

Literatur-Verzeichnis.

Bail, Botanische Zeitung 1870.
Baillon, Traité du développement de la fleur et du fruit.
Ders., Hist. des plantes 6.
Boubier, Anatom. system. des Betulacées-Corylées. Malpighia 1896.
De Candolle, Organographie végétale. Paris 1827, Tome I.
Dippel, Handbuch der Laubholzkunde.
Ders., Das Mikroskop II.

Döll, Flora von Baden.
Ders., Zur Entwicklung der Laubknospen der Amentaceen.
Eichler, Blütendiagramme, 2. Teil.
Engler u. Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, III, 1.
Frank, Berichte der Deutschen bot. Gesellschaft 1887/1889.
Ders., Lehrbuch der Botanik.
Goebel, Organographie der Pflanzen.
Hartig, Naturgeschichte der forstlichen Kulturpflanzen Deutschlands, 1851.
Hegelmaier, Vergleichende Untersuchungen über die Entwicklung dikotyler Embryonen.
Hiltner, Über die Bedeutung der Wurzelknöllchen von Alnus glutinosa für die Stickstoffernährung dieser Pflanze. Landwirtschaftl. Versuchsstation, XLVI, 1899.
Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 2. Lief.
Kerner, Pflanzenleben, Bd. II.
Leuwenböck, Arcana naturae detectae. Delphis Batavorum 1695.
Merklin, Mélang. biologiques St. Petersbourg, IV, 1865.
Möller, Anatomie der Baumrinden. Berlin 1882.
Ders., Berichte der Deutschen bot. Gesellschaft 1885/1890.
Nawaschin, Über die gemeine Birke und die morphologische Deutung der Chalazogamie. Mém. acad. St. Petersbourg, VII, Ser. XLII (1894), Nr. 12.
Ders., Zur Embryologie der Birke. Vorläufige Mitteilung. Bull. acad. St. Petersbourg, XIII (1893).
Ders., Kurzer Bericht meiner fortgesetzten Studien über die Embryologie der Betulineen. Berichte der Deutschen bot. Gesellsch., XII (1894).
Ders., Zur Entwicklungsgeschichte der Chalazogamen: Corylus-Avellana. Bull. acad. St. Petersbourg, X (1899).
Ders., Über die Befruchtungsart bei den Erlen. Sitzung der bot. Sektion der Naturforschergesellschaft in St. Petersburg. Protokoll der Sitzung vom 15. Sept. 1893.
Ders., Entwicklung der Samenknospe und über den Weg des Pollenschlauchs bei Alnus viridis. Ref. des Berichtes über die Sitzungen der botanischen Sektion der Naturforscherversammlung in Kiew. Bot. Zentralbl. 1899, pag. 77.
Nobbe u. Hiltner, Die endotrophe Mycorrhiza von Podocarpus und ihre physiologische Bedeutung. Landwirtschaftl. Versuchsstation, LI, 1899.
Payer, Sur les fleurs mâles du Bouleau. Bull. soc. bot. de France, V, 1858.
Radlkofer, Monographie der Sapindaceen. Gattung Serjania. München 1875.
Sanio, Über die in der Rinde dikotyler Gewächse vorkommenden krystallinen Niederschläge und deren anatomische Verbreitung. Monatsberichte der Berliner Akademie 1857.
Schacht, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Gewächse, 1854.
Schröter, Pflanzenleben der Alpen, 1. Lief.
Schulz, Beiträge zur Morphologie und Biologie der Blüten. Berichte der Deutsch. bot. Gesellsch., Bd. X.
Shibata, Cytologische Studien über die endotrophen Mycorrhizen. Jahrbücher für wissenschaftl. Botanik, Bd. XXXVII, 1902.
Solereder, Über den systematischen Wert der Holzstruktur bei den Dicotylen. München 1885.

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF CALIFORNIA

1.

2.

3.

4.

5.

7.

10.

P.
St

11.

18a

18b

15.

16.

B_1 B_2

17.

18.

19.

21.

B.

22.

27.

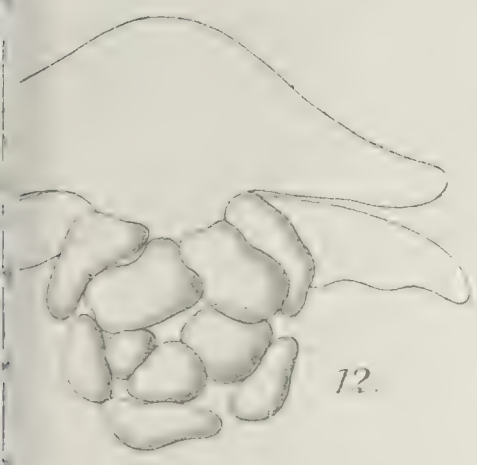
28.

29.

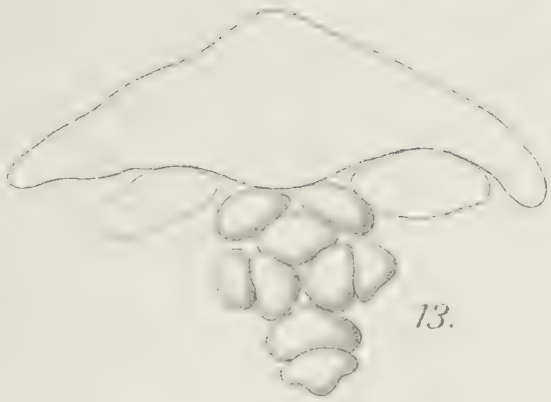
5.

6.

7.

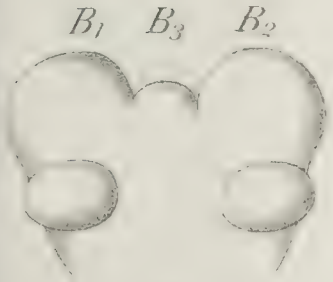


12.



13.

14.



20.

a

b

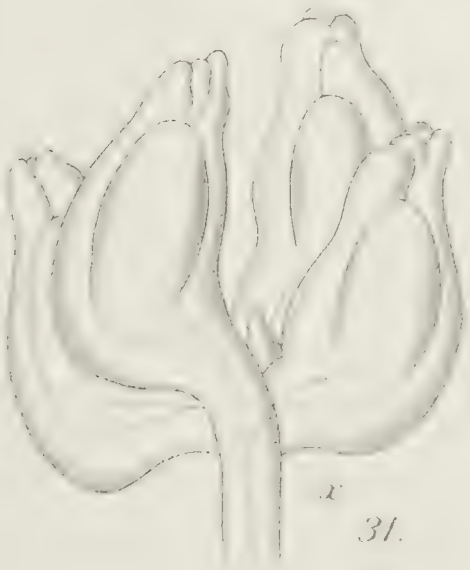
25.

23.

c

24. d

30.



x

31.

26.

cher in Jena.

Solereder, Systematische Anatomie der Dicotylen.
Spach, Annal. scient. natur. 2, Ser. XV (1841), pag. 182—212; Scr. XVI (1841). pag. 98—108, 243—254.
Straßburger, Die Angiospermen und Gymnospermen. Jena 1879.
Weinzierl, Über die Verbreitung des Phloroglucins im Pflanzenreiche. Österr. bot. Zeitschr. 1876, Nr. 9.
Woronin, Mém. de l'academ. de scienc. de St. Petersbourg 1866.
Wydler, Berner Mitteilungen 1870.
Ders., Flora 1851.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I.

Fig. 1—9. Aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien des männlichen Blütendichasiums von Alnus alnobetula.
Fig. 3 u. 4. Abgliederung der drei Einzelblüten.
Fig. 5. Männliche Infloreszenz, in welcher nur zwei Blüten zur Anlage kommen.
Fig. 6. Männliche Infloreszenz, in welcher die bereits angelegte Mittelblüte verkümmert.
Fig. 8 u. 9. Auftreten der Vorblätter.
Fig. 10—15. Aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien der Mittelblüte, deren Perigon- (*P*) und Staubblätter (*St*) zwischen drei und sechs schwanken.
Fig. 16—23. Aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien des weiblichen Blütendichasiums von Alnus alnobetula.
Fig. 20. Anlage von drei Einzelblüten innerhalb eines Dichasiums.
Fig. 24 *a—d*. Querschnitte durch Fruchtknoten.
a. Beide Samenanlagen an derselben Plazenta.
b. Entwicklung je einer Samenanlage an beiden Plazenten.
c. Ausbildung von drei Samenanlagen.
d. Ausbildung von vier Samenanlagen.
Fig. 25. Optischer Längsschnitt durch den Nucellus einer befruchteten Samenknospe. Das zentrale Gewebe und der Embryosack sind durch das Reagens aufgelöst, der Pollenschlauch umwindet den Embryosack und treibt an der Spitze zahlreiche Ausläufer, ein Teil des Pollenschlauches dringt an die Basis des Embryosackes vor. (Nach einem mit Eau de Javelle aufgehellten Präparate.)
Fig. 26. Ähnlich wie 25, nur daß scheinbar zwei Pollenschläuche in den Nucellus eingedrungen sind.
Fig. 27. Weibliche Blütengruppe mit Deck- und Vorschuppen zur Zeit der Bestäubung von außen gesehen.
Fig. 28. Weibliche Einzelblüte mit Samenanlagen nach einem mit Eau de Javelle aufgehellten Präparate.
Fig. 29—31. Freipräparierte Samenanlagen von Alnus alnobetula.

Über die Resistenz exsiccatortrockener pflanzlicher Organismen gegen Alkohol und Chloroform bei höheren Temperaturen.

Von **Walter Schubert.**

Einleitung.

Es ist bekannt, daß viele trockene, pflanzliche Organismen und insbesondere ihre Dauerformen außerordentlich resistent gegen Alkohol, Äther, Chloroform und ähnliche Giftstoffe sind und monate- ja jahrelang ungeschädigt bei Zimmertemperatur [1]) in diesen Medien verweilen können. Ferner hat sich aus den Untersuchungen der verschiedensten Forscher ergeben, daß die erwähnten Objekte höheren Trockentemperaturen [2]) ganz erheblichen Widerstand entgegensetzen und ohne ihre Lebensfähigkeit einzubüßen längere Zeit hindurch Temperaturen von 100° C und kürzere Zeit sogar solche von 110 und 120° C vertragen.

Die Frage jedoch, wie sich derartige Organismen verhalten, wenn die oben angeführten Stoffe bei höheren Temperaturen auf sie einwirken, ist bislang nicht eingehend untersucht. Die einzigen Untersuchungen, die hierüber vorliegen, finden sich bei Kurzwelly [3]), der siedenden Äthylalkohol auf exsiccatortrockene Hefe und exsiccatortrockene Sporen von Aspergillus niger und Bacillus subtilis einwirken ließ. Es ergab sich dabei, daß Aspergillus, der ebenso wie Hefe und Bacillus subtilis bei Zimmertemperatur Monate hindurch ungeschädigt in Alkohol aufbewahrt werden konnte, bereits nach 3stündiger Einwirkungsdauer von siedendem Äthylalkohol abgetötet war, während die beiden anderen Untersuchungsobjekte selbst nach 15stündigem Aufenthalt in diesem Medium noch absolut keine Schädigung zeigten.

Die vorliegende Arbeit wird in erster Linie dazu dienen, die Versuche Kurzwellys weiter auszudehnen. Sie wird die Wirkung verschiedener giftiger Stoffe bei höheren Temperaturen auf exsiccatortrockene Samen und Früchte, Pilz- und Bakteriensporen und einige Vegetativformen untersuchen. Daneben werden Kontrollversuche mit denselben Trockentemperaturen oder mit indifferenten Medien bei diesen

---

1) Kurzwelly, Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 1903, Bd. XXXVIII, pag. 291 bis 341; s. dort zitierte Literatur.

2) Lit. s. Pfeffer, Planzenphysiologie, II. Aufl., Bd. II, 1904, pag. 288—296.

3) Kurzwelly l. c. pag. 336—338.

Temperaturen angestellt werden, um speziell die den Giften zukommenden Wirkungen bestimmen zu können.

Eine weitere Frage, die in dieser Arbeit behandelt werden soll, wird sich damit befassen zu entscheiden, worauf die Resistenz der Untersuchungsobjekte bei höherer- und Zimmertemperatur den erwähnten Giften gegenüber beruht. Es fragt sich zunächst, ob die Gifte überhaupt in das Untersuchungsmaterial eindringen und der trockene Protoplast sich ungeschädigt damit vollsaugen kann, oder ob die Widerstandsfähigkeit einzig und allein auf ein Nichteindringen der giftigen Medien, denen durch die Zellmembran oder durch derbe Schalen der Eintritt zum lebenden Zellinhalt verwehrt wird, hinausläuft.

Aufschluß hierüber wird man erlangen können, wenn man die Widerstandskraft geschälter und ungeschälter Objekte vergleicht, da dieselbe gleich sein muß, sobald es sich um eine Resistenz des Protoplasten dem Giftstoff gegenüber handelt. Anderseits wird man die Frage auch beantworten können, wenn man Objekte, an denen man das Eindringen der Medien positiv nachgewiesen hat, hierauf auf ihre Lebensfähigkeit prüft.

Versuche auf diesem Gebiete wurden bereits von verschiedenen Seiten ausgeführt. Sie beziehen sich zum Teil auf das Eindringen von verschiedenen Giftstoffen, zum Teil speziell auf das Eindringen von Alkohol, Chloroform usw.

So fand Pfeffer[1]), daß giftige Anilinfarben, Ammoniak usw. nur langsam in die mit einer schwerdurchlässigen Cuticula umkleideten Haare eindrangen und daher erst nach längerer Zeit Schädigungen im Protoplasten hervorriefen.

Ebenso führt Pulst[2]) die Unempfindlichkeit von Penicilliumglaucum gegen die zumeist überaus giftigen Kupfersalze auf das Nichteindringen derselben in das Protoplasma zurück.

Weitere Untersuchungen auf diesem Gebiete liegen in einer Arbeit J. Adrian Browns[3]) vor. Derselbe beobachtete die Wirkung verschiedener Chemikalien auf Triticum, Avena, Secale und speziell auf Hordeum vulgare (var. caerulescens). Er konnte bei all diesen Gramineen die Gegenwart einer semipermeablen Haut konstatieren, die Wasser und Jod immer eindringen ließ, vielen anderen Stoffen aber den Eintritt verwehrte oder erschwerte. Von 1—36 %iger Schwefelsäure, von

1) Pfeffer, Unters. a. d. bot. Inst. zu Tübingen, 1886, Bd. II, pag. 201—203.

2) Pulst, Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 1902, Bd. XXXVII, pag. 244—249; vgl. auch die daselbst zitierte Literatur.

3) Brown, Annals of Botany, 1907, Bd. XXI, pag. 79—87.

5 %igen Lösungen von Kupfersulfat, Eisensulfat, Silbernitrat, Kaliumchromat und Kaliumferrocyan, von 0,5 %iger Natriumhydratlösung und von 3,65 %iger Salzsäure drang stets nur das Wasser ein. Die umgebenden Lösungen wurden auf diese Weise konzentrierter und die in sie eingelegten Früchte durch die Wasseraufnahme schwerer. Sämtliche Objekte keimten nach dem Aufenthalt in den erwähnten Lösungen, nachdem sie gut ausgewaschen und in günstige Bedingungen versetzt waren, in wenigen Tagen aus. Während eine ½ %ige Natriumhydratlösung nicht durch die Membran hindurchdrang, trat dies sofort ein, wenn die Lösung 1 % und mehr Natriumhydrat enthielt. Salpetersäure wurde 1 und 5 %ig angewandt und drang stets durch die Membran hindurch, doch brauchte die 1 %ige Lösung bedeutend mehr Zeit als die 5 %ige, um in die Objekte einzudringen. Das eben Erwähnte zeigt, daß die pflanzlichen Membranen oder Schalen sich nicht nur bei den einzelnen Arten und verschiedenen Stoffen gegenüber verschieden verhalten, sondern auch ein und demselben Stoff, je nach der Konzentration, in der er ihnen zugeführt wird, verschieden starken Widerstand entgegensetzen.

In weiteren Versuchen tötete Brown die Samen durch Einwerfen in siedendes Wasser ab, ohne die Membran zu verletzen. Letztere zeigte auch jetzt noch den verschiedenen Stoffen gegenüber dasselbe Verhalten, wie im lebenden Zustande, und es ergab sich daraus, daß die Impermeabilität der Membran gegen gewisse Stoffe vom lebenden Protoplasten unabhängig war.

Becquerel[1]) erklärt die lange Erhaltung der Keimfähigkeit exsiccatortrockener Samen und Früchte in absolutem Alkohol, Äther und Chloroform dadurch, daß die Samenschalen die vorerwähnten Medien nur schwer durchdringen lassen. Das Protoplasma selbst ist nach seiner Anschauung in dem latenten Lebensstadium der trockenen Samen unfähig den Giftstoffen zu widerstehen. So büßten bei seinen Untersuchungen die Samen der Schminkbohne, deren Schalen sich jederzeit für die angewandten Agentien durchlässig erwiesen, schnell ihr Leben ein, während Samen von Klee, Luzerne usw. außerordentlich lange Zeit resistent blieben, da sich ihre Schalen durch große Schwerdurchlässigkeit auszeichneten. Wurden die Schalen der letztgenannten Objekte angestochen, so drangen die Medien rasch ein und führten in kurzem den Tod herbei. Versuche mit Getreide und Erbsen zeigten, daß die

1) Becquerel, Annales des Sciences Naturelles, 1907, 9. Serie V, pag. 211—219, 300.

Schalen dieser Organismen den Giften mit der Zeit den Durchlaß gewährten und die Objekte selbst nach dem Eindringen der Agentien abgetötet waren.

Die Samen und Früchte bleiben nach Becquerels Meinung in den giftigen Medien solange keimfähig, als das Tegument für diese undurchlässig bleibt. Da die Schalen einer untersuchten Spezies sich nicht gleichmäßig verhalten und die Undurchlässigkeit nicht bei allen Individuen gleichzeitig aufhört, so folgert sich nach Becquerel hieraus der allmähliche Rückgang des Keimprozentsatzes, den Giglioli[1]) auf die ungleiche Austrocknung der Individuen zurückführte. Nach Gigliolis Ansicht starben die am wenigsten ausgetrockneten Individuen zuerst in den Giften ab, während die trockensten diesen Medien lange Widerstand leisteten. Becquerel nimmt dagegen an, daß das wenige Wasser, welches die exsiccatortrockenen Samen noch enthalten, für die Resistenz der Objekte nicht in Betracht kommt. Aus den Versuchen Becquerels geht weiter hervor, daß sich die Hüllen der Samen und Früchte der verschiedensten Arten Giftstoffen gegenüber ganz verschieden verhalten, daß manche den Agentien den Eintritt sofort gewähren, andere dieselben niemals oder erst nach sehr langen Zeiträumen eindringen lassen.

Den Ansichten Becquerels pflichtet Alfred J. Ewart[2]) völlig bei, indem auch er angibt, daß Samen mit undurchlässigen Schalen jahrelang ungeschädigt in Giften und giftigen Gasen aufbewahrt werden können.

Weitere Versuche über den bedeutenden Schutz, den eine kontinuierliche Membran gegenüber Giften gewährt, finden sich bei Kurzwelly[3]). Derselbe setzte exsiccatortrockene geschälte und ungeschälte Früchte und Samen verschiedenen giftigen Medien aus und fand, daß die geschälten Objekte bedeutend eher zugrunde gingen als die ungeschälten. Diese Beobachtung spricht sicher dafür, daß die Resistenz der ungeschälten Samen im wesentlichen auf einem Nichteindringen der Gifte beruht.

Ganz Ähnliches ergaben die Versuche Rabes[4]). Derselbe konstatierte, daß ausgekeimte Samen von Brassica und Sinapis, die in diesem Zustande ein Austrocknen im Exsiccator ungeschädigt vertrugen,

---

1) Giglioli, Sur la vie latente des graines (Nature, 3. octobre 1895); vgl. Becquerel, Annales des sciences naturelles, 1907, pag. 201.

2) Ewart, On the longevity of Seeds. Proc. Royal Soc. Victoria, Vol. XXI (New Series), 1908, Pt. I.

3) Kurzwelly, Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 1903, Bd. XXXVIII, pag. 315.

4) Rabe, Flora, Ergänzungsband 1905, pag. 293--294.

den Einwirkungen von wasserfreiem Alkohol und Benzin nur verhältnismäßig kurze Zeit Widerstand leisteten. Von Brassica zeigten nach $2^1/_2$ monatigem Aufenthalt noch 4 %, in Alkohol noch 2 % Leben, Sinapis dagegen war nach der erwähnten Zeit in beiden Medien abgetötet. Im ungekeimten Zustande zeichnete sich sowohl Brassica als auch Sinapis durch außerordentlich große Resistenz gegen Alkohol und Benzin aus. Entweder ist nun das Plasma im ungekeimten Zustande resistenter als im gekeimten, oder das verschiedene Verhalten gekeimter und ungekeimter Samen beruht auf der Verschiedenheit der Samenschale. Die Kontinuität letzterer ist beim Auskeimen unterbrochen worden, und den Agentien ist dadurch der Eintritt in die Objekte erleichtert, die nun in Kürze zugrunde gehen.

Ferner interessierte hier die Frage, ob es möglich sei, Objekte, die an und für sich gar nicht widerstandsfähig gegen giftige Medien sind, durch Imprägnationsmittel, die ein Eindringen der Agentien erschweren, dahin zu bringen, daß sie ungeschädigt in den Medien verweilen können. Falls dies möglich sein sollte, so wird dies sicherlich auch für andere Organismen ein Hinweis auf die Bedeutung der Impermeabilität von Membranen und Schalen für die Giftresistenz sein.

Eine weitere Frage, die in dieser Arbeit erörtert werden soll, läuft darauf hinaus, zu untersuchen, ob der Tod der Untersuchungsobjekte, der beim Eindringen der Medien in diese früher oder später doch eintritt, nur durch das Eindringen der Gifte hervorgerufen wird oder eine Folge des Herauslösens von Stoffen aus den Zellen durch die giftigen Agentien ist. Zur Lösung dieser Frage wird man das Herauslösen auf irgend eine Weise ausschalten müssen und dann zusehen, ob nun in den Medien dasselbe eintritt, was beim Herauslösen der Stoffe erfolgte.

Untersuchungen ähnlicher Art wurden schon von Kurzwelly[1]) angestellt. Derselbe hatte konstatiert, daß Alkohol, Äther und andere Gifte in das Untersuchungsmaterial eindrangen und Reservestoffe aus diesen herauslösten. Er hatte zu seinen Beobachtungen die ölhaltigen Früchte von Helianthus annuus benutzt und dieselben mit und ohne Fruchtschale verwandt. Es hatte sich dabei herausgestellt, daß die ungeschälten Früchte den Agentien besser standhielten als die geschälten, daß also der Fruchtschale eine gewisse Bedeutung für die Resistenz gegen Giftstoffe zuzuschreiben ist. Zugleich ergab es sich, daß das

1) Kurzwelly, Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 1903, Bd. XXXVIII, pag. 315 bis 318.

Herauslösen von Reservestoffen wesentlich erschwert wurde. Den ungeschälten Früchten wurden nur geringe Ölmengen entzogen, die vermutlich in der Hauptsache aus der Fruchtschale selbst stammten. Aus den geschälten Früchten wurde bedeutend mehr Öl herausgelöst. Demnach schien es, als ob durch den größeren Verlust an Reservematerial die geringere Resistenz der geschälten Objekte bedingt sei. Weitere Versuche, die Kurzwelly vornahm, zeigten jedoch, daß dies nicht der Fall sein konnte, denn der Rückgang der Keimkraft hielt nicht mit der Menge des herausgelösten Reservematerials gleichen Schritt. So hatte z. B. Alkohol nach 140 Tagen nur 2,64 %, Äther dagegen 37,4 % Öl aus den Früchten ausgezogen und doch war die Schädigung ungefähr dieselbe. Im ersten Falle keimten 44 %, im zweiten 36 % aus. Ungleich schwerer war die Schädigung, die Schwefelkohlenstoff in der gleichen Zeit den Objekten zugefügt hatte. Der Ölauszug betrug 33,94 %, der keimfähige Prozentsatz 12 %.

Kurzwelly hat bei diesen Versuchen wohl konstatiert, daß die Agentien Stoffe aus den Untersuchungsobjekten herauslösten und trotzdem von den untersuchten Samen und Früchten noch ein gewisser Prozentsatz keimfähig blieb, doch ist er nicht näher auf diese Untersuchungen eingegangen. Es ist daher die Frage offen geblieben, ob die Medien in alle Objekte eingedrungen waren und aus allen Öl ausgezogen hatten, ferner, ob auch diejenigen Früchte ihres Öles beraubt waren, welche noch Keimung zeigten.

Auf Anraten meines verehrten Lehrers Herrn Geheimrat Professor Dr. Pfeffer war ich gern bereit, mich näher mit diesen und den bereits vorher aufgestellten Fragen, an die sich im Laufe der Arbeit noch mehrere Nebenfragen anschlossen, zu befassen.

Material und allgemein Methodisches.

Die von mir angestellten Versuche erstreckten sich auf ölhaltige und stärkehaltige Samen und Früchte, auf Moospflänzchen, Pilzsporen, vegetative Bakterienformen, Bakteriensporen und Hefen.

Von Samen und Früchten wurden Ervum lens, Pisum sativum, Setaria italica, Sinapis alba, Trifolium incarnatum und Helianthus annuus verwandt.

Von Moosen wurden Ceratodon purpureus, Bryum argenteum und Barbula muralis für die Versuchszwecke ausgewählt.

Von Pilzsporen dienten Sporen von Aspergillus niger, Penicillium glaucum und Phycomyces nitens als Untersuchungsmaterial.

Von vegetativen Bakterien wurde Micrococcus prodigiosus, von Bakteriensporen Sporen vom Bacillus mesentericus und von Hefen Saccharomyces cerevisiae zu den Versuchen herangezogen.

Nebenbei wurden noch einzelne Versuche mit Samen von Lepidium sativum, Sporen von Botrytis cinerea usw. angestellt.

Sämtliche Versuchsobjekte wurden im Exsiccator über Schwefelsäure getrocknet. Die Exsiccatoren standen, um die Wasserentziehung zu beschleunigen, im Wärmezimmer bei ca. 25° C und waren vor Licht geschützt, um vor allem Pilzsporen und Bakterien vor Schaden zu bewahren.

Alle 6 Tage wurde in einem peinlichst trockenen, sterilen und dicht verschlossenen Wägegläschen von jedem der zum Trocknen aufgestellten Objekte eine Probe und zwar selbstverständlich immer ein und dieselbe gewogen. Zeigte sich nun bei einer Wägung in bezug auf das für dieselbe Probe 6 Tage vorher gefundene Gewicht kein Unterschied, so wurde das Material als exsiccatortrocken bezeichnet. Als zur Austrocknung nötige Zeit zählte die Aufenthaltsdauer im Exsiccator bis zur vorletzten Wägung.

Da für alle Versuche Wasser ausgeschlossen sein sollte, machte es sich nötig, auch die verwandten Chemikalien davon zu befreien. Es handelte sich dabei um Chloroform, Äthylalkohol, Amylalkohol, Äther, Benzin, Paraffinöl, Sudan, Kakaobutter, Vaseline, Mandelöl und Ölsäure. Die letztgenannten vier wurden vor ihrer Anwendung einige Tage im Exsiccator gehalten, um sie zu trocknen. Ein nach diesem Aufenthalt etwa noch vorhandener Wassergehalt blieb unberücksichtigt. Die beiden Alkohole, Äther, Benzin und Chloroform wurden in Glasstopfenflaschen gebracht, mit reinem Ätzkalk beschickt und öfters tüchtig durchgeschüttelt. Sie konnten, nachdem sich der Ätzkalk zu Boden gesetzt hatte, als annähernd wasserfreie Medien verwandt werden. Aus dem Paraffinöl wurde das Wasser durch längeres Erhitzen in einer Kochflasche bei einer Temperatur von 110—120° C ausgetrieben. Die Flasche wurde dann mit einem Korkstopfen gut verschlossen und im Exsiccator aufbewahrt. Das Sudan wurde vor seiner Lösung in Alkohol im Exsiccator getrocknet.

Chloroform, Paraffinöl, Äthyl- und Amylalkohol wurden sowohl bei Zimmertemperatur als auch bei höheren Temperaturen angewandt, die übrigen Chemikalien nur bei Zimmertemperatur. Die Versuche bei höheren Temperaturen erstreckten sich auf höchstens 48 Stunden, während sich die bei Zimmertemperatur vorgenommenen Untersuchungen auf bedeutend längere Zeiträume ausdehnten.

Die Versuchsanstellung war in letzterem Falle sehr einfach. Die Chemikalien wurden in kleine, trockene, eventuell auch sterile Fläschchen verteilt, mit dem jeweiligen Untersuchungsmaterial beschickt und gut verkorkt in Exsiccatoren aufbewahrt. In bestimmten Zeitintervallen wurden dann Proben von den eingelegten Objekten entnommen und diese, nachdem die chemischen Agentien völlig abgedunstet waren, auf ihre Lebensfähigkeit geprüft.

Das Abdunsten der Medien war von verschiedener Dauer. Chloroform verdunstete ziemlich schnell, während es bei Äthyl- und ganz besonders, Amylalkohol mehrere (bis 8) Tage dauerte bis die Agentien verschwunden waren.

Die Anwendung der Medien bei höheren Temperaturen erforderte eine andere, kompliziertere Methodik.

Kamen die Agentien bei Temperaturen zur Verwendung, die ihre Siedepunkte nicht überschritten, so wurden sie samt Untersuchungsmaterial in kleine Erlenmeyer gebracht, die im Wasserbade erhitzt wurden. Letzteres mußte, da sich die Versuche meist auf mehrere Stunden ausdehnten, durch eine Vorrichtung, die immer soviel Wasser, als abdampfte, wieder zulaufen ließ, auf konstantem Niveau gehalten werden.

Auf die Erlenmeyer, die zum Erhitzen der Objekte in den jeweiligen Flüssigkeiten dienten, waren ca. 2 m lange Glasröhren mittels Korkes luftdicht aufgesetzt. Diese Röhren verhinderten einerseits eine Wasseraufnahme der Chemikalien aus den Dämpfen des Wasserbades, und dienten anderseits als Steigrohre, wenn die Medien bis zum Sieden erhitzt wurden. In diesem Falle kondensierten sich die Dämpfe der Agentien in den Rohren und tropften in die Erlenmeyer zurück, so daß ein völliges Verdunsten der Untersuchungsflüssigkeiten ausgeschlossen war. Selbst nach 48stündigem Sieden konnte kaum eine Abnahme der in die Erlenmeyer eingebrachten Flüssigkeitsmengen konstatiert werden.

Die Steigrohre, die vor Gebrauch peinlichst getrocknet und zuvor durch Ausspülen mit Sublimatlösung so gut als möglich auch desinfiziert waren, trugen an ihrem oberen Ende einen kleinen Aufsatz mit Chlorcalcium, so daß eine Wasseraufnahme der Objekte und Chemikalien in den Erlenmeyern ziemlich ausgeschlossen war. Steigrohr und Aufsatz waren durch einen sterilen Wattepfropf, der eine Infektion des ersteren von oben unmöglich machte, von einander getrennt. Den Abschluß des Ganzen bildete ein großer Wattebausch. Das Chlorcalcium wurde von Zeit zu Zeit durch Neues ersetzt.

Nach Schluß des jeweiligen Versuches wurden die Erlenmeyer einfach von den Steigrohren, die an Stativen befestigt waren, abgenommen, und erstere bis zum nächsten Versuche unten mit sterilen Wattepfropfen verschlossen. Der Inhalt der Erlenmeyer wurde nach dem Abgießen der Chemikalien wie das Material, auf welches die Agentien bei Zimmertemperatur eingewirkt hatten, weiter behandelt.

Die Siedetemperatur von Chloroform lag bei ca. 61° C, die von Äthylalkohol bei ca. 78° C und die von Amylalkohol bei ca. 137° C. Da letztgenannte Temperatur oberhalb der siedenden Wassers liegt, so mußte bei ihrer Anwendung ein Ölbad die Stelle des Wasserbades ersetzen.

Chloroform, Äthyl- und Amylalkohol wurden außer in siedendem Zustande noch bei einer Temperatur von 100° C angewandt, Paraffinöl nur bei 100° C.

Für das Experimentieren mit Chloroform und Äthylalkohol bei 100° C mußte eine neue Versuchsanstellung eingeführt werden, da die Siedepunkte dieser Medien nach dem oben gesagten weit unterhalb von 100° C liegen. Die Agentien wurden daher zusammen mit dem Untersuchungsmaterial in einseitig zugeschmolzene Glasröhren gefüllt, und diese dann am anderen Ende ebenfalls zugeschmolzen. Der Hohlraum der Röhren betrug ungefähr 30 ccm und war zu einem Drittel von dem betreffenden Medium erfüllt. Da bei dem durch das Erhitzen auf 100° C in den zugeschmolzenen Röhren entstehenden Druck, ein Springen letzterer nicht ausgeschlossen war, wurden diese in Messingzylindern im Wasserbade erhitzt. Die Zylinder waren nach oben offen, unten waren sie bis auf feine Öffnungen, die zum Einlaß des Wassers aus dem Wasserbade dienten, geschlossen. Bei einem Springen der Glasröhren konnten die Splitter nur oben herausgeschleudert werden und auf diese Weise keinen Schaden anrichten.

Das Wasser des Wasserbades stand in allen Fällen einige Zentimeter höher als der Spiegel der in Erlenmeyern oder Glasröhren eingeschlossenen Agentien.

Zum Vergleich mit der Wirkung der Chemikalien bei hohen Temperaturen wurden die Objekte Trockentemperaturen von 61° C, 78° C, 100° C und 120° C ausgesetzt. Das Erhitzen auf 61° C, 78° C und 120° C wurde im Trockenthermostaten vorgenommen und nur bei Versuchen mit Samen oder Früchten angewandt. Für Untersuchungen bei Trockentemperaturen von 100° C, die sich nicht nur auf Samen, sondern auch auf Pilzsporen erstreckten, wurde das Untersuchungsmaterial in Glasröhren, die zur Verhinderung der Wasserauf-

nahme mit etwas Calciumoxyd versehen waren, eingeschmolzen. Je nach dem Versuche wurden diese Rohre verschieden lange Zeit im siedenden Wasserbade gehalten. Nach Beendigung der Versuche wurden die Objekte genau wie die mit Giftstoffen behandelten auf Lebensfähigkeit geprüft.

Bei allen Untersuchungen, die bei 100° C ausgeführt wurden, betrug die Temperatur nicht genau 100° C, sondern nur reichlich 99° C, da das Wasser bereits bei dieser Temperatur siedete.

Sämtliche Chemikalien, ob mit, ob ohne Untersuchungsmaterial, wurden vor Licht- und Luftzutritt tunlichst geschützt. Von den Versuchen mit höheren Temperaturen wurden nur die mit Chloroform angestellten, wegen der Zersetzlichkeit dieses Mediums am Lichte, im Dunkeln ausgeführt. Zu diesem Zwecke wurde die ganze Kochvorrichtung mit schwarzen Tüchern verhängt. Direktes Sonnenlicht war bei allen Untersuchungen ausgeschlossen.

In allen Fällen wurde darauf gesehen, daß das zu den Untersuchungen verwandte Glasmaterial (Erlenmeyer, Pipetten, Steigrohre, Glasflaschen usw.) peinlichst trocken und steril war.

Die Objekte wurden, um jeder Wasseraufnahme und Infektion vorzubeugen, stets nur mit trockener, steriler Pinzette aus den Exsiccatoren in die Chemikalien übertragen und aus letzteren am Schluß der Versuche auf dieselbe Weise wieder entnommen. Auch die Agentien wurden stets mit besonderen, trockenen und sterilen Pipetten in die Versuchsgefäße gefüllt. Außerdem wurden all diese Übertragungen und damit verbundenen Handlungen (Zuschmelzen von Röhren, Verschließen von Flaschen usw.) möglichst beschleunigt, um auch auf diese Weise die Gefahr der Wasseranziehung tunlichst einzuschränken.

Das Untersuchungsmaterial, welches den chemischen Agentien bei höheren Temperaturen ausgesetzt werden sollte, wurde zuvor 24 Stunden bei Zimmertemperatur darin aufbewahrt. Es sollte hierdurch ein allzu plötzliches Eindringen der Medien in die Objekte, aus denen beim Erhitzen doch sicher Luft ausgetrieben wird, vermieden werden. Später angestellte Versuche ergaben jedoch bei Objekten, die in die Chemikalien eingebracht und sofort erhitzt wurden, keine anderen Resultate als bei solchen, die zuvor 24 Stunden bei Zimmertemperatur in den Agentien verweilt hatten. Wie sich später zeigte, waren die Medien nach eintägigem Einfluß auf das Untersuchungsmaterial noch gar nicht in dasselbe eingedrungen. Letzteres befand sich also bei beginnendem Erhitzen in demselben Zustande, als ob es gar nicht vorher schon bei Zimmertemperatur in den Agentien gewesen wäre.

Die Zeiten, welche in den im Laufe der Arbeit folgenden Tabellen angegeben werden, sind von dem Augenblick an gerechnet, in welchem: bei Anwendung von Trockentemperaturen von 61° C, 78° C und 120° C das Thermometer des Thermostaten die gewünschte Temperatur anzeigte, bei Versuchen mit siedenden Chemikalien diese zu sieden begannen, und bei Verwendung der Chemikalien und Trockentemperaturen bei 100° C das Wasserbad die Siedetemperatur erreicht hatte.

In den Tabellen, in denen nicht direkt Prozentsätze angegeben sind, bedeutet ein + die Erhaltung der Lebensfähigkeit, ein — den eingetretenen Tod der Objekte.

Alle ausgeführten Untersuchungen sind in der Hauptsache vergleichender Natur, und es war daher von größter Wichtigkeit, daß immer dieselben Bedingungen (Aufbewahrungsort, Nährboden usw.) eingehalten wurden und stets gleiches Ausgangsmaterial zur Verfügung stand.

Experimenteller Teil.

Die in diesem Teile ausgeführten Versuche verfolgen die Ziele, die bereits in der Einleitung kurz angegeben wurden. Die dabei mit den einzelnen Untersuchungsobjekten vorgenommenen Experimente laufen im großen Ganzen auf dasselbe hinaus, obwohl nicht mit jedem Objekt genau dieselben Untersuchungen angestellt wurden, sondern bei dem einen der oder jener Versuch wegfiel, der bei einem anderen zur Ausführung kam.

A. Versuche mit Samen und Früchten.

Die Anzahl der untersuchten Samen und Früchte schwankte bei den einzelnen Versuchen und den verschiedenen Samenarten. War es bei Trifolium incarnatum, Sinapis alba und Setaria italica leicht, für alle Versuche die Zahl 100 beibehalten zu können, da diese Samen durch ihre Kleinheit nur wenig Platz beanspruchten, so mußte bei Ervum lens, Pisum sativum und Helianthus annuus die Zahl der Samen wegen ihrer Größe auf 25 herabgesetzt werden, um bei Pisum und den ungeschälten Helianthusfrüchten bei der Behandlung mit Alkohol nnd Chloroform in zugeschmolzenen Röhren (100° C) eine weitere Herabsetzung auf 10 zu erfahren.

Da durch diese Verminderung der Versuchszahlen das Bild von der prozentualen Keimfähigkeit der Objekte leicht etwas entstellt werden konnte, wurde, um diesen Mangel zu beheben, jeder einzelne Versuch mindestens dreimal ausgeführt, und das Mittel aus den Ergebnissen

gezogen. Das Mittel wurde als Resultat in die Versuchstabellen aufgenommen.

Das öftere Wiederholen eines und desselben Experimentes lieferte zugleich eine Garantie dafür, daß keine Fehler dabei untergelaufen waren, da die einzelnen Untersuchungen, wenn auch nicht genau dieselben, so doch annähernd dieselben Resultate ergeben mußten.

Zunächst wurden die für die Untersuchungszwecke ausgewählten Samen und Früchte tunlichst ausgelesen und etwa vorhandene taube oder schlechte Individuen entfernt. Dann wurden die Objekte auf ihre Keimfähigkeit geprüft und diese prozentual festgestellt. Hierauf folgte das Trocknen des Materials in Exsiccatoren, das bei den einzelnen Objekten natürlicherweise verschieden lange Zeit in Anspruch nahm. Nach erlangter Exsiccatortrockenheit wurde nochmals die prozentuale Keimkraft der Samen resp. Früchte bestimmt, bevor sie zu den Versuchen verwandt wurden.

Diejenigen Objekte, die dabei den Einwirkungen von flüchtigen Giftstoffen (ganz gleich ob bei Zimmer- oder höheren Temperaturen) ausgesetzt waren, wurden nach Abschluß des einzelnen Versuches aus den Medien herausgenommen und auf Fließpapier ausgebreitet. Letzteres wurde sodann im Wärmezimmer bei ca. 33 ° C solange aufbewahrt, bis von den Chemikalien durch den Geruch absolut nichts mehr wahrgenommen werden konnte, diese also völlig verdunstet waren. War dies der Fall, dann wurden die Samen unter günstigen Bedingungen zur Keimung gebracht.

Bei den Versuchen, die sich mit der Einwirkung von Paraffinöl auf das Untersuchungsmaterial befaßten, wurden die einzelnen Objekte nach Beendigung des jeweiligen Experimentes sorgfältigst mit Fließpapier abgetupft, um zu verhindern, daß das Paraffinöl einen dicken, schmierigen Belag um die einzelnen Samen oder Früchte bildete und auf diese Weise das Auskeimen hemmte oder doch wenigstens ungünstig beeinflußte.

Dasjenige Material, das nur Trockentemperaturen ausgesetzt gewesen war, bedurfte keinerlei Vorbereitung zur Auskeimung, sondern konnte direkt angequellt und zur Keimung gebracht werden.

Der Keimung ging in allen Fällen ein Anquellen in Wasser voraus, das bei den einzelnen Objekten verschieden lange ausgedehnt wurde. Ervum, geschälte Helianthusfrüchte und vor allem Pisum wurden nur kurze Zeit angequellt, da sie sonst schlecht keimten und leicht in Fäulnis übergingen. Die übrigen Objekte konnten ruhig eine Quellung

bis zu 24 Stunden vertragen, ohne daß dadurch eine Schädigung zu bemerken gewesen wäre.

Nach dem Anquellen wurden die Objekte zum Auskeimen in leicht bedeckte Glasschalen gebracht und dort auf Fließpapier ausgebreitet. Letzteres lag auf erhöhter, rings von Wasser umgebener Glasplatte und tauchte mit überhängendem Rande in das Wasser ein. Auf diese Weise wurde eine konstante, mittlere Feuchtigkeit des Fließpapiers, auf dem die Objekte ausgekeimt wurden, erzielt.

In allen Fällen wurde die Keimkraft prozentual festgestellt.

Bei den Zimmertemperaturversuchen, die sich über längere Zeiträume erstreckten, mußte nach Abschluß eines jeden Versuches auch die prozentuale Keimkraft der Kontrollsamen bestimmt werden. Bei der Beurteilung eines durch Giftwirkung hervorgerufenen Rückganges im Auskeimen mußte dann ein event. schon bei den Kontrollsamen eingetretener Rückgang in Abzug gebracht werden.

Der Thermostat, der dazu diente, um die Samen und Früchte höheren Trockentemperaturen auszusetzen, war so eingerichtet, daß das Thermometer, welches von außen in den Thermostaten hineinreichte, direkt mit den Objekten in Berührung stand und so genau die Temperatur derselben anzeigte. Er wurde vor Einbringung des exsiccatortrockenen Untersuchungsmaterials auf ca. 30 ° C erhitzt, um jede Wasseraufnahme der Samen oder Früchte zu verhindern. Aus demselben Grunde wurde das Übertragen aus dem Exsiccator in den Thermostaten möglichst beschleunigt.

Sollten für die Untersuchungen Samen und Früchte ohne Schalen verwandt werden, so war es nötig, letztere zu entfernen. Bei Helianthus war dies einfach, denn diese Samen ließen sich leicht von der Fruchtschale befreien. Bei Trifolium incarnatum und Pisum sativum dagegen mußten die Objekte erst etwas gequellt werden, ehe die Schalen entfernt werden konnten. Dasselbe mußte bei geschälten Früchten von Helianthus geschehen, wenn das dünne Samenhäutchen, das diese umgibt, abgelöst werden sollte. Nach dem Trocknen im Exsiccator wurde von dem geschälten Material, genau wie es bei ungeschältem gehandhabt worden war, der keimfähige Prozentsatz bestimmt, bevor es zu den einzelnen Versuchen herangezogen wurde.

Einige weitere spezielle Versuchsmethoden werden der Einfachheit halber direkt bei den Versuchen mit angeführt werden.

Bevor Versuche mit den Giftstoffen bei höheren Temperaturen zur Ausführung kamen, wurde zunächst die Resistenz verschiedener Samen und Früchte gegen die Gifte bei Zimmertemperatur untersucht,

um Vergleiche zwischen der Wirkung eines Giftes bei höherer und Zimmertemperatur anstellen zu können. Die Versuche beschränkten sich auf die Untersuchung der Resistenz von Trifolium incarnatum, Sinapis alba und Helianthus annuus gegen Amylalkohol, da bereits von Kurzwelly[1]) eingehende Versuche mit den übrigen Medien vorlagen, die sehr gut mit zum Vergleich herangezogen werden konnten. Dieselben Versuche, die mit Amylalkohol angestellt wurden, kamen daneben mit Paraffinöl zur Ausführung, um auch für dieses Medium Vergleiche in der Wirkung bei höherer und Zimmertemperatur aufstellen zu können.

Die Ergebnisse der von mir angestellten Untersuchungen finden sich in der folgenden Versuchsreihe. Die Kontrollsamen sind daselbst mit K_1 und K_2 bezeichnet. K_1 gibt die Keimkraft bei Beginn, K_2 nach Abschluß der Versuche an. Die unter Amylalkohol und Paraffinöl stehenden Angaben sind die Keimungsprozentsätze nach 100tägigem Aufenthalt in den Medien.

1. Versuchsreihe.

Versuche bei Zimmertemperatur.

Dauer der Einwirkung in Tagen	Untersuchungsobjekt	K_1	Amylalkohol	Paraffinöl	K_2
100	Trifol. inc. (Exsiccator = 30 Tage)	94 %	74 %	93 %	91 %
100	Sinap. alba (Exsiccator = 30 Tage)	95 %	82 %	89 %	92 %
100	Helianth. an. (Exsiccator = 42 Tage)	88 %	67 %	84 %	86 %

Wie aus der vorliegenden Tabelle ersichtlich ist, zeigten die mit Paraffinöl behandelten Objekte im Vergleich zu den Kontrollsamen keinen Rückgang. Die Samen und Früchte, auf welche Amylalkohol eingewirkt hatte, wiesen eine geringe Schädigung auf, aber trotzdem war die Resistenz der Objekte gegen dieses Gift verhältnismäßig sehr groß und der Rückgang der Keimkraft nur gering.

Ganz ähnliche Resultate hatte bereits Kurzwelly[1]) in bezug auf Äthylalkohol, Äther, Chloroform usw. erhalten. Er hatte in den Jahren 1900 bis 1902 Untersuchungen auf diesem Gebiete ausgeführt. Im Jahre 1905 untersuchte er verschiedene Samen und Früchte, die noch

1) Kurzwelly, Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 1903, Bd. XXXVIII, pag. 309 bis 322.

seit seinen Versuchen her in den Medien stehen geblieben waren, aufs neue auf ihre Keimfähigkeit. Diese Resultate sind bisher nicht veröffentlicht. Sie wurden mir von Herrn Dr. Kurzwelly in liebenswürdigster Weise zur Verfügung gestellt, und ich lasse dieselben in der nächsten Tabelle folgen. Die daselbst neben den keimfähigen Prozentsätzen in Klammern angeführten Zahlen geben die Stückanzahl der zum Versuch angesetzten Objekte an.

2. Versuchsreihe.

Versuche bei Zimmertemperatur.

Untersuchungsobjekte	Dauer der Einwirkung	Alkoh.	Äther	Benzol	CS_2	Chloroform		Kontrolle
						Dampf	Flüssigkeit	
Trifol. incarnat. (exsiccatortrocken)	21. 6. 00 bis 6. 7. 05	34 % (100)	58 % (100)	52 % (50)	50 % (54)			65 %
Trifol. hybrid. (exsiccatortrocken)	23. 5. 00 bis 6. 7. 05	21 % (200)	21 % (200)	8 % (100)	13 % (100)			13 %
Trifol. hybrid. (1 Stde. in Wasser angequellt)	23. 5. 00 bis 6. 7. 05	10 % (38)	21 % (100)					
Sinap. alba (exsiccatortrocken)	12. 6. 00 bis 6. 7. 05	80 % (100)	70 % (30)	62 % (83)				75 %
Helianth. ann. (geschält, exsiccatortrocken)	12. 6. 01 bis 6. 7. 05	17 % (94)						
Lepidium sativ. (lufttrocken)	5. 6. 01 bis 6. 7. 05					72 % (100)	91 % (100)	100 %
Lepidium sativ. (exsiccatortrocken)	5. 6. 01 bis 6. 7. 05					77 % (100)	94 % (100)	100 %

Außerdem wurde von Kurzwelly noch konstatiert, daß exsiccatortrockene Samen von Pisum sativum und lufttrockene Früchte von Triticum sativum nach ca. vierjährigem Aufenthalt in Chloroform den Tod gefunden hatten.

Jedenfalls geht aus den angeführten Versuchen hervor, daß die Schädigung der Objekte durch die Giftstoffe auch nach Jahren im Vergleich zu den Kontrollsamen nur gering war, und daß sogar zum Teil die in den giftigen Medien aufbewahrt gewesenen Objekte höhere Keimungsprozentsätze als das Kontrollmaterial lieferten.

Von den von Kurzwelly angesetzten Versuchen standen mir noch Lepidium sativum und Triticum sativum zur Verfügung. Diese Objekte hatten ca. 8 Jahre in flüssigem Chloroform zugebracht und wurden von mir auf ihre Keimfähigkeit geprüft. Dabei lieferten die Samen von Lepidium, die in exsiccatortrockenem Zustande in das Chloroform eingebracht worden waren, einen Keimungsprozentsatz von

79 %, die lufttrocken diesem Medium ausgesetzt worden waren, einen solchen von 51 %, während die Früchte von Triticum, die exsiccatortrocken in Chloroform gelegt worden waren, nur noch zu 3 % auskeimten.

Gelegentlich dieser bei Zimmertemperatur angestellten Versuche wurden noch nebenbei einige andere Untersuchungen vorgenommen. Diese sollten zur Aufklärung der Frage führen, ob ein Giftgemisch eine andere Wirkung hervorrufe als die einzelnen Gifte. Zu diesem Zwecke wurden exsiccatortrockene Samen von Sinapis alba und Trifolium incarnatum der Einwirkung von einem Gemisch aus gleichen Teilen Alkohol und Äther ausgesetzt, und die Wirkung der einzelnen Agentien auf die Objekte damit verglichen. Die Versuche mit Alkohol konnten dabei zugleich als Kontrollversuche zu den Untersuchungen dienen, welche mit diesem Medium an Sinapis und Trifolium bei höheren Temperaturen angestellt wurden.

3. Versuchsreihe.

Sinapis alba.

Keimfähigkeit des exsiccatortrockenen (30 Tage) Materials:
bei Beginn der Versuche = 96 %; nach Schluß der Versuche = 87 %.

Dauer der Einwirkung in Tagen	Alkohohl	Alkohol-Äther	Äther
8	91 %	88 %	90 %
24	83 %	85 %	86 %
48	80 %	81 %	80 %
123	78 %	76 %	76 %
198	75 %	75 %	75 %
270	71 %	74 %	72 %

4. Versuchsreihe.

Trifolium incarnatum.

Keimfähigkeit des exsiccatortrockenen (30 Tage) Materials:
bei Beginn der Versuche = 95 %; nach Schluß der Versuche = 79 %.

Dauer der Einwirkung in Tagen	Alkohol	Alkohol-Äther	Äther
8	88 %	91 %	92 %
24	81 %	80 %	84 %
48	74 %	70 %	72 %
123	69 %	68 %	68 %
198	65 %	66 %	64 %
270	64 %	63 %	61 %

Als Resultat der beiden Versuchsreihen ergibt sich kaum ein Unterschied in der Wirkungsweise der drei Medien. Es läßt sich auch hier kaum eine abweichende Wirkung des Giftgemisches gegenüber den Einzelgiften erwarten, da diese an und für sich ziemlich gleichmäßig wirken. Die Keimungsprozentsätze nach bestimmtem Aufenthalt in den Agentien zeigen nur wenig Differenz. Die Schädigung durch die Agentien ist im Verhältnis zum Rückgang der Keimkraft der Kontrollsamen gering.

Es schließen sich hier die Versuche bei höheren Temperaturen an.

Die ersten Untersuchungen wurden an Lepidiumsamen, die von Kurzwelly stammten, und bereits 8 Jahre in Chloroform zugebracht hatten, angestellt. Diese Samen wurden während 20 Stunden in siedendem Chloroform gehalten. Hierdurch hatten die Objekte, die von Kurzwelly lufttrocken in das Chloroform gebracht worden waren, sämtlich ihre Keimkraft eingebüßt, während das Material, das exsiccatortrocken in das Medium eingelegt worden war, noch zu 23 % auskeimte.

Die folgenden Versuchsreihen enthalten die Resultate über die Einwirkung giftiger Medien bei höheren Temperaturen neben indifferenten Medien und Trockentemperaturen derselben Höhe.

5. Versuchsreihe.

Ervum lens.

Keimfähigkeit des exsiccatortrockenen (30 Tage) Materials = 95 %.

Dauer der Einwirkung in Stunden	Siedendes (61° C) Chloroform	Trockentemperatur von 61° C	Siedender (78° C) Äthylalkohol	Trockentemperatur von 78° C
1	49 %	81 %	42 %	70 %
3	37 %	79 %	28 %	64 %
6	32 %	70 %	17 %	53 %
8	26 %	67 %	11 %	48 %
10	19 %	66 %	8 %	38 %
15	6 %	63 %	0 %	33 %

Die siedenden Medien wirkten erheblich nachteiliger auf Ervum ein als die betreffenden Trockentemperaturen allein. Die Trockentemperatur von 78° C wirkte schädigender als die von 61° C. Die Keimkraft der Objekte ging in siedendem Alkohol schneller zurück als in siedendem Chloroform. Die verschiedene Wirkungsweise der beiden siedenden Medien scheint hauptsächlich in dem Temperaturunterschied zu liegen, da Alkohol und Chloroform, wie weitere Versuche zeigten,

bei gleicher Temperatur dieselben Wirkungen hervorriefen. So keimten Samen von Ervum lens, die 150 Tage in Alkohol resp. Chloroform bei Zimmertemperatur gelegen hatten zu 38 resp. 36 % aus. Ebenso konnte bei Anwendung der beiden Agentien bei 100° C (siehe 7. bis 11. Versuchsreihe) kein Unterschied in der Wirkungsweise festgestellt werden.

6. Versuchsreihe.

Setaria italica.

Keimfähigkeit des exsiccatortrockenen (30 Tage) Materials = 100 %.

Dauer der Einwirkung in Stunden	Siedendes (61° C) Chloroform	Siedender (78° C) Äthylalkohol	Amylalkohol bei 100° C	Paraffinöl bei 100° C
1	92 %	0 %	93 %	92 %
8	87 %	0 %	76 %	80 %
15	83 %	0 %	61 %	65 %
30	67 %	0 %	35 %	40 %
48	52 %	0 %	1 %	8 %

Ganz eigentümlich berührte es bei diesen Versuchen, daß die exsiccatortrockenen Früchte von Setaria siedendem Alkohol gegenüber gar nicht resistent waren und nicht einmal 1 Stunde in diesem siedenden Medium verbleiben konnten, ohne ihre Keimkraft einzubüßen. Siedendes Chloroform wurde verhältnismäßig sehr gut vertragen, und auch Amylalkohol und Paraffinöl von 100° C gegenüber zeigte sich Setaria recht widerstandsfähig. Die Wirkungsweise von Amylalkohol unterschied sich kaum von der des Paraffinöls.

Um festzustellen, ob Äthylalkohol in allen Fällen tötend auf Setaria einwirkt, oder ob dies allein bei höherer Temperatur der Fall ist, wurde das Versuchsmaterial auch bei Zimmertemperatur in dieses Medium eingelegt. Die Objekte blieben 35 Tage darin, und es zeigte sich, daß nach diesem Aufenthalt noch 74 % der Samen keimfähig waren. Hieraus geht deutlich hervor, daß Äthylalkohol bei Zimmertemperatur nur wenig, in siedendem Zustande dagegen stark schädigend auf Setaria einwirkt und in Kürze die Keimkraft der Objekte vernichtet.

(7. Versuchsreihe siehe nächste Seite.)

Der Unterschied der Wirkung der Medien bei verschiedenen Temperaturen bis 100° C auf Pisum ist nach vorliegenden Versuchen nicht groß, unterscheidet sich aber merklich von der Wirkung der angewandten Trockentemperatur resp. Paraffinöls bei derselben.

7. Versuchsreihe.

Pisum sativum.

Keimfähigkeit des exsiccatortrockenen (18 Tage) Materials = 88 %.

Dauer der Einwirkung in Stunden	Siedendes (61° C) Chloroform	Siedender (78° C) Äthylalkohol	Chloroform von 100° C	Äthylalkohol von 100° C	Amylalkohol von 100° C	Paraffinöl von 100° C	Trocken-temperatur von 100° C	Siedender (137° C) Amylalkohol
$\frac{1}{4}$	48 %	45 %	43 %	44 %	56 %	65 %	68 %	0 %
1	38 %	35 %	33 %	31 %	43 %	53 %	56 %	0 %
3	36 %	33 %	32 %	29 %	34 %	44 %	42 %	0 %
6	19 %	16 %	6 %	7 %	17 %	29 %	28 %	0 %
8	11 %	4 %	0 %	0 %	4 %	17 %	19 %	0 %

8. Versuchsreihe.

Sinapis alba.

Keimfähigkeit des exsiccatortrockenen (30 Tage) Materials = 95 %.

Dauer der Einwirkung in Stunden	Siedendes (61° C) Chloroform	Siedender (78° C) Äthylalkohol	Chloroform von 100° C	Äthylalkohol von 100° C	Amylalkohol von 100° C	Paraffinöl von 100° C	Trocken-temperatur von 100° C	Trocken-temperatur von 120° C	Siedender (137° C) Amylalkohol
1	79 %	66 %	62 %	60 %	94 %	86 %	91 %	18 %	0 %
8	76 %	59 %	56 %	55 %	66 %	85 %	87 %	0 %	0 %
15	66 %	50 %	31 %	32 %	46 %	82 %	81 %	0 %	0 %
30	46 %	32 %	16 %	14 %	28 %	79 %	73 %	0 %	0 %
48	8 %	0 %	0 %	0 %	12 %	68 %	67 %	0 %	0 %

9. Versuchsreihe.

Trifolium incarnatum.

Keimfähigkeit des exsiccatortrockenen (30 Tage) Materials = 96 %.

Dauer der Einwirkung in Stunden	Siedendes (61° C) Chloroform	Siedender (78° C) Äthylalkohol	Chloroform von 100° C	Äthylalkohol von 100° C	Amylalkohol von 100° C	Paraffinöl von 100° C	Trocken-temperatur von 100° C	Trocken-temperatur von 120° C	Siedender (137° C) Amylalkohol
1	80 %	77 %	72 %	66 %	89 %	85 %	87 %	21 %	0 %
8	75 %	75 %	62 %	60 %	67 %	84 %	83 %	0 %	0 %
15	74 %	73 %	56 %	53 %	62 %	81 %	80 %	0 %	0 %
30	61 %	60 %	49 %	46 %	54 %	77 %	76 %	0 %	0 %
48	44 %	40 %	25 %	24 %	45 %	62 %	64 %	0 %	0 %

10. Versuchsreihe.

Helianthus annuus (ungeschält).

Keimfähigkeit des exsiccatortrockenen (42 Tage) Materials = 94 %.

Dauer der Einwirkung in Stunden	Siedendes (61° C) Chloroform	Siedender (78° C) Äthylalkohol	Chloroform von 100° C	Äthylalkohol von 100° C	Amylalkohol von 100° C	Paraffinöl von 100° C	Trocken-temperatur von 100° C	Trocken-temperatur von 120° C	Siedender (137° C) Amylalkohol
1	78 %	75 %	72 %	69 %	78 %	89 %	93 %	71 %	0 %
3	63 %	66 %	56 %	55 %	72 %	88 %	89 %	0 %	0 %
8	58 %	45 %	40 %	42 %	68 %	83 %	84 %	0 %	0 %
15	49 %	39 %	29 %	26 %	52 %	78 %	80 %	0 %	0 %
30	40 %	31 %	22 %	12 %	32 %	73 %	75 %	0 %	0 %
48	33 %	17 %	0 %	0 %	0 %	50 %	48 %	0 %	0 %

Die letzten 4 Versuchsreihen zeigen, daß die einzelnen chemischen Agentien mit der steigenden Temperatur schädigender auf die Objekte einwirkten. Amylalkohol von 100° C wirkte weniger nachteilig als Chloroform und Äthylalkohol bei dieser Temperatur. Paraffinöl von 100° C und dieselbe Trockentemperatur riefen die gleiche Wirkung hervor, die Schädigung war in diesem Fall verhältnismäßig gering. Siedender Amylalkohol wurde nicht vertragen, doch ergaben Kontrollversuche an Helianthus und Sinapis, daß auch die Trockentemperatur von 137° C in ganz kurzer Zeit tödlich[1]) wirkte und der Temperaturhöhe also bei Einwirkung des siedenden Amylalkohols wohl die Hauptschädigung zuzuschreiben sein dürfte. Aus den letzten drei Tabellen geht ferner hervor, daß die Trockentemperatur von 120° C bedeutend schädigender als die von 100° C wirkte.

An den Samen resp. Früchten, die den Versuchen unterworfen gewesen waren, konnte noch verschiedenes Bemerkenswerte beobachtet werden. Sie quollen in Wasser genau so wie das Kontrollmaterial, ganz gleich, wie lange sie den Versuchen ausgesetzt gewesen waren. Auf diesem Wege konnten lebende und abgetötete Objekte nicht unterschieden werden. Doch zeigte sich bald nach Einbringen in die Keimschalen ein Unterschied zwischen lebendem und totem Material, da letzteres schnell breiig wurde und in Fäulnis überging.

Die Dauer der Versuche übte auch ihren Einfluß auf die Keimdauer der untersuchten Objekte aus. Je länger die Versuche ausge-

1) Schon eine Trockentemperatur von 120° C führte, wie aus den Tabellen ersichtlich ist, bald den Tod herbei.

dehnt gewesen waren, desto länger dauerte es auch, bis eine ganze untersuchte Probe die Keimung absolviert hatte, desto länger auch bis das einzelne Samenindividuum sein Würzelchen hervorgestreckt und seine Keimblätter entfaltet hatte.

Unter normalen Bedingungen war der größte Teil der Samen resp. Früchte bereits nach 2 bis 4 Tagen ausgekeimt, und die gesamte Keimung nach ca. 8 Tagen völlig abgeschlossen. Nach längerer Behandlung der Objekte dagegen wurden zunächst die ersten Anzeichen der Keimung weit hinausgeschoben, und auch die Gesamtkeimungsdauer des einzelnen Individuums wesentlich verlängert.

So brauchten z. B. die einzelnen Samen von Sinapis alba, die einer 48 stündigen Einwirkung von Amylalkohol bei 100 ° C ausgesetzt gewesen waren und normal 1 Tag zu ihrer Auskeimung[1]) brauchten, nach dieser Behandlung 8 bis 10 Tage dazu. Die ersten Anzeichen von Keimung dieser untersuchten Samenprobe trat erst nach 16 Tagen auf, so daß ich schon nahe daran gewesen war die Objekte für tot zu erklären, wenn mich nicht ihr gutes Aussehen immer wieder davon abgehalten hätte. Die letzten Samen dieser Probe keimten erst nach 34 Tagen aus, hatten also eine ganz erhebliche Verzögerung in ihrer Auskeimungsfähigkeit erfahren.

Diese Verzögerungen und Verlängerungen beim Auskeimen waren bei allen Objekten nach länger andauernden Versuchen zu verzeichnen. Sie schwankten je nach Einwirkungszeit, Medium und Untersuchungsmaterial. Am auffälligsten waren diese Vorgänge bei den Versuchen mit Amylalkohol und da wiederum bei der Einwirkung dieses Mediums auf Sinapis alba (siehe oben angeführtes Beispiel).

Neben dem eben behandelten Verhalten zeigten die Objekte noch andere Erscheinungen, die auf Schädigungen durch die Gifte hindeuteten und bei langer Einwirkung der Agentien ganz besonders bemerkbar waren. Sie fielen bei Ervum und Pisum stark in die Augen, doch auch bei Helianthus, Setaria, Sinapis, und vor allem bei Trifolium zeigten sie sich. Nach längerer Einwirkung der Medien erschienen oft krankhafte, runzelige, dünne und lange Würzelchen, die sich äußerst schwächlich erwiesen. Die Kotyledonen waren dann gewöhnlich stark geschwollen und kamen nicht zur Entfaltung. Das gesamte so aussehende Material starb bald nach dem Auskeimen ab.

Die angeführten Erscheinungen, die sich beim Auskeimen der Samen und Früchte zeigten, traten sowohl bei Anwendung der Gifte

1) D. h. Hervorstrecken des Würzelchens und Entfaltung der Keimblätter.

bei Zimmer-[1]) als auch höherer Temperatur auf. Sie erschienen ebenso, wenn auch nur in geringem Maße, bei den Versuchen mit höheren Trockentemperaturen und Paraffinöl bei 100° C. Am auffälligsten waren sie nach Einwirkung der Agentien bei höheren Temperaturen.

Durch die Keimverzögerung wurde der Aufenthalt der Untersuchungsobjekte in den Keimschalen bedeutend verlängert. Die Samen und Früchte fielen dann leicht Pilzinfektionen zum Opfer. Diese zeigten sich besonders oft und leicht an Pisum, Ervum und ungeschälten Früchten von Helianthus, während geschälte Helianthusfrüchte besonders durch ein Bakterium von blaugrüner Farbe zu leiden hatten. Sinapis und Trifolium zeigten nur äußerst selten derartige Infektionen. Zur Vermeidung solcher Schädigungen durch Pilze und Bakterien wurden die Objekte, welche nach längerer Versuchsdauer leicht Infektionen anheimfielen in Erde zur Keimung gebracht, obwohl diese Methode einem Auskeimen auf Fließpapier in Keimschalen an Übersichtlichkeit nachstand.

Beim Eindunsten der Chemikalien, in denen sich die Objekte bei Zimmer- und höherer Temperatur befunden hatten, blieb besonders im letztgenannten Falle ein schwach gelblicher Rückstand fettartiger Natur in den Glasgefäßen zurück. Dieser Rückstand war zum Teil in Äther löslich. Wurde der Äther, der solchen Rückstand gelöst enthielt, auf einem sauberen, trockenen Uhrschälchen verdunstet, so hinterließ er eine deutlich sichtbare Fettschicht. Der Rückstand nahm mit dem längeren Aufenthalte in den Agentien zu und war besonders bei den stark ölhaltigen Samen auffällig.

Um derartige Stoffe herauslösen zu können, müssen die Agentien in die Objekte eindringen. Sie müssen zu diesem Zwecke die Membranen und Schalen der Untersuchungsobjekte passieren. Die Aufgabe der folgenden Versuche ist es nun, das Eindringen der Medien und das damit verbundene Herauslösen von Stoffen näher zu untersuchen und zu entscheiden, worauf eigentlich die Resistenz verschiedener Samen und Früchte gegenüber den angewandten Agentien beruht. Die Fragen, die hierfür in Betracht kommen, sind bereits in der Einleitung angeführt. Es handelt sich darum, zu untersuchen, ob die Objekte, in welche die Gifte eingedrungen sind, noch Leben zeigen, ob also der Protoplast befähigt ist, die Einwirkung der Medien eine gewisse Zeit ungeschädigt zu vertragen, oder ob die Resistenz des Untersuchungs-

---

1) Vgl. Kurzwelly, Jahrb. f. wissenschaftl. Bot., 1903, Bd. XXXVIII, pag. 291—341.

materials darauf beruht, daß Schalen oder Membranen die Agentien nicht eindringen lassen. Ferner soll im folgenden entschieden werden, ob der Tod der Objekte speziell durch das Eindringen der Giftstoffe bewirkt wird oder eine Folge des Herauslösens von Stoffen ist.

Die ersten Versuche wurden mit geschälten Samen von Pisum sativum und Trifolium incarnatum ausgeführt. Pisum wurde der Einwirkung von Chloroform, Trifolium von Äthylalkohol ausgesetzt. Während die ungeschälten Objekte den Medien sehr lange Widerstand leisteten, zeigten die geschälten Samen bereits nach 24stündigem Aufenthalt in den Agentien (bei Zimmertemperatur) keine Keimung mehr. Trifolium war außerdem nebenbei 1 Stunde mit siedendem Alkohol behandelt worden und hatte auch dadurch den Tod gefunden. Die ungeschälten Samen von Pisum und Trifolium zeigten im Vergleich zum Kontrollmaterial nach 24stündigem Aufenthalt in den Medien absolut keine Schädigung und keimten zu 87 % resp. 94 % aus. Auch Samen von Trifolium, die ungeschält der Einwirkung von siedendem Alkohol ausgesetzt gewesen waren, keimten nach 1stündiger Einwirkungsdauer dieses Agens noch zu 77 %.

Aus diesen an Trifolium und Pisum angestellten Untersuchungen geht hervor, daß die Samenschale den beiden Objekten außerordentlich großen Schutz gegenüber chemischen Stoffen gewährt und wohl in der Hauptsache die Resistenz gegen diese giftigen Medien bedingt.

11. Versuchsreihe.

Helianthus annuus. (Fruchtschale entfernt.)

Keimfähigkeit des exsiccatortrockenen (36 Tage) Materials = 98 %.

Dauer der Einwirkung in Stunden	Siedendes (61° C) Chloroform	Siedender (78° C) Äthylalkohol	Chloroform von 100° C	Äthylalkohol von 100° C	Amylalkohol von 100° C	Paraffinöl von 100° C	Trocken-temperatur von 100° C	Trocken-temperatur von 120° C	Siedender (137° C) Amylalkohol
1	72 %	71 %	64 %	63 %	76 %	90 %	95 %	69 %	0 %
3	66 %	58 %	53 %	50 %	69 %	87 %	84 %	0 %	0 %
8	50 %	40 %	33 %	31 %	64 %	85 %	80 %	0 %	0 %
15	38 %	29 %	19 %	17 %	50 %	80 %	78 %	0 %	0 %
30	25 %	16 %	9 %	5 %	30 %	70 %	65 %	0 %	0 %
48	1 %	0 %	0 %	0 %	0 %	45 %	42 %	0 %	0 %

1) Ähnliche Versuche führte bereits Kurzwelly an Pisum sativum und Triticum sativum mit Chloroform aus. Siehe Jahrb. f. wissensch. Bot., 1903, Bd. XXXVIII, pag. 315.

Wie bereits in der Einleitung erwähnt, hat Kurzwelly für Helianthus annuus die Bedeutung der Fruchtschale konstatiert, indem er verschiedene Agentien auf geschälte und ungeschälte Früchte einwirken ließ. Als Parallele zu diesen Zimmertemperaturversuchen setzte ich geschälte Helianthusfrüchte denselben Einwirkungen bei höherer Temperatur aus, die auf ungeschälte Früchte von Helianthus angewandt worden waren (vgl. p. 87).

Ein Vergleich zwischen der 10. und 11. Versuchsreihe zeigt, daß der Fruchtschale bei höherer- ebenso wie Zimmertemperatur eine gewisse Bedeutung für die Resistenz gegen giftige Medien zukommt. Die geschälten Objekte sind den Giften gegenüber empfindlicher als die ungeschälten. Höheren Trockentemperaturen und Paraffinöl gegenüber verhielten sich geschälte und ungeschälte Früchte gleich.

Die Versuche Kurzwellys[1]) hatten ergeben, daß der Ölverlust von Helianthusfrüchten in Äther am stärksten war. Daher wurden von mir zunächst einige Untersuchungen mit diesem Medium ausgeführt. Die geschälten Früchte wurden teils in intaktem, teils in nichtintaktem Zustande der Einwirkung des Agens ausgesetzt. Zu jedem Versuche wurden 100 Stück verwendet. Diese Anzahl war hinsichtlich der Äthermenge, in welche die Früchte eingelegt wurden, äußerst gering. Es war ausgeschlossen, daß sich der Äther mit Öl sättigen und das Herauslösen einstellen konnte. Es ergab sich nun, daß diejenigen Objekte, deren Samenhäutchen (ein dünnes Häutchen, das den Samen der Helianthusfrüchte kontinuierlich umgibt) verletzt oder irgendwie unterbrochen waren, in Kürze dem Tode verfielen. Das Öl war in kurzer Zeit durch den eindringenden Äther herausgelöst und die Objekte abgetötet. Am schnellsten verschwand das Öl aus den Früchten, die eines Cotyledo beraubt in Äther eingebracht worden waren. Nach 4 bis 5 Tagen war sämtliches Öl aus den Früchten herausgelöst, die sich als abgestorben erwiesen. Etwas, aber auch nur wenige Tage, länger dauerte der erwähnte Vorgang bei mehrfach angestochenen Früchten und solchen, von denen das Samenhäutchen vorsichtig entfernt worden war.

Das andere Hundert Helianthusfrüchte, das sich aus lauter intakten Früchten zusammensetzte, blieb 5 Monate in Äther. Nach dieser Zeit wurde das Agens auf übliche Weise abdunsten lassen und das Material darnach näher untersucht. Dabei ergab sich, das von den 100 Objekten 81 ganz oder nahezu ölfrei waren, die übrigen 19 dagegen anscheinend noch ihren vollen Ölgehalt besaßen. Erwähnt sei,

1) Kurzwelly, Jahrb. f. wissensch. Bot., 1903, Bd. XXXVIII, pag. 315—318.

daß von den 81 ölfreien Früchten allerdings 8 noch ganz minimale Spuren von Öl zeigten, und von den 19 ölhaltigen Objekten zwei den Eindruck machten, als ob sie bereits etwas Öl verloren hätten. In erstgenanntem Falle war aber der Ölgehalt, in letztgenanntem der Ölverlust zu gering, als daß ihm Bedeutung zuzuschreiben sein dürfte.

Die ölhaltigen und ölfreien Früchte zeigten schon äußerlich die markantesten Unterschiede. Erstere sahen gelblichbraun aus und verhielten sich beim Schneiden wie eine weiche von Fett durchtränkte Masse. Nach dem Zerdrücken und Zerreiben im Mörser lieferten sie eine fettige Masse, die, in alkoholische Sudanlösung gebracht, unter dem Mikroskop zahllose rotgefärbte Öltropfen zeigte. Die ölfreien Objekte waren von weißer Farbe und sahen trocken aus. Beim Schneiden erwiesen sie sich als verhältnismäßig hart und hafteten nicht am Messer. In der Reibschale konnten sie zu einer weißen, pulverartigen Masse zerrieben werden, die nach Zusatz von Sudanlösung keine rotgefärbten Öltröpfchen zeigte.

Zu den eben angeführten Untersuchungen über den Ölgehalt wurden nicht die ganzen Früchte, sondern von jedem Objekt nur ein Stück, das von den Cotyledonen abgeschnitten wurde, verwendet. Bevor die abgeschnittenen Stücke in den Reibschalen zerrieben wurden, wurden zunächst noch einige dünne Schnitte mit dem Rasiermesser angefertigt und diese auf den Ölgehalt geprüft. Zu diesem Zwecke kamen die Schnitte in Uhrgläschen, die alkoholische Sudanlösung enthielten. Für jedes einzelne Objekt stand ein besonderes Schälchen zur Verfügung. Die Schälchen waren, um dem Verdunsten des Alkohols und dem damit verbundenen Ausfallen des Sudans vorzubeugen, zugedeckt. Nach ca. 1 stündigem Aufenthalt in der Sudanlösung wurden die Schnitte in einem Wassertropfen unter das Mikroskop gebracht. Hierbei zeigte sich dasselbe, was bereits an dem zerriebenen Material konstatiert worden war, 81 Früchte hatten ihr Öl verloren, 19 zeigten noch reichen Ölgehalt.

Einige von den ölfreien Objekten wurden dann noch an verschiedenen Stadien der Cotyledonen auf Öl untersucht, aber auch im Innersten derselben war keine Spur von Öl zu finden.

Nachdem die Untersuchungen auf Ölgehalt zu Ende geführt waren, wurden sämtliche Objekte in Keimschalen eingebracht. Das fehlende Stück Cotyledo bildete kein Keimungshindernis, da exsiccatortrockene Helianthusfrüchte, denen ebenfalls ein Stück Cotyledo abgeschnitten war, alle keimten. Die noch ölhaltigen Samen wurden von

den ölfreien dadurch unterschieden, das feine Glasnädelchen in die Objekte eingeführt wurden.

Bereits nach Verlauf von 1—2 Tagen zeigten die noch ölhaltigen Objekte Keimung, die ölfreien aber kamen auch nach langer Zeit nicht dazu, sondern fielen bald Bakterien zum Opfer.

Aus all diesen Untersuchungen geht ohne weiteres hervor, daß die Membran, welche die Samen von Helianthus umgibt, in intaktem Zustande für die angewandten Chemikalien nur langsam oder erst nach längerer Zeit durchlässig wird. Der Schutz, den die Fruchtschale den Objekten gewährt, ist bei einem Vergleich der 10. und 11. Versuchsreihe verhältnismäßig immerhin nur gering. Der Löwenanteil an der Erhaltung der Resistenz der Helianthusfrüchte scheint vielmehr der dünnen Samenschale zuzukommen. Wird diese Schutzhülle entfernt oder durchstochen, wird sie also an irgend einer Stelle unterbrochen, so dringen die Agentien bald ein, lösen das Öl heraus und töten das Untersuchungsmaterial ab. Sobald die Agentien im Innern der Objekte reichlich angelangt sind, ist auch der Tod der letzteren eingetreten.

Die Widerstandskraft, welche die Membran den Medien entgegensetzt, muß bei den einzelnen Individuen verschieden sein, denn nur so ist es erklärlich, daß der eine Same dem Tode eher anheimfällt als der andere. Bei genügend langer Einwirkung dürften bei Helianthus wohl in allen Fällen die Agentien durch die Membran dringen und die Objekte abtöten. Das dünne Samenhäutchen stellt demnach für die angewandten giftigen Medien keine völlig impermeable, sondern nur eine schwer permeable Membran dar. Es gibt aber auch solche Samen, deren Schalen in intaktem Zustande den Agentien den Eintritt niemals oder erst nach außerordentlich langer Zeit gestatten. Als Beispiel hierfür seien Trifolium incarnatum, Sinapis alba und vor allem Lepidium sativum angeführt. Diese Samen widerstehen in intaktem Zustande den Giften jahrelang, gehen aber, wenn sie geschält oder angestochen den Medien ausgesetzt werden, in kürzester Zeit zugrunde.

Eine weitere Bestätigung dafür, daß die Agentien nicht in alle Objekte einer Probe gleichzeitig eindringen, und diejenigen Individuen, in die sie genügend eindrangen, abgetötet sind, geben die folgenden Versuche. Diese wurden mit geschälten Früchten von Helianthus und ungeschälten Samen von Sinapis alba ausgeführt.

Von jedem der Untersuchungsobjekte wurden 6 Proben à 25 Stück untersucht. Sie wurden allesamt 8 Stunden lang der Einwirkung von siedendem Alkohol ausgesetzt. Je 3 Proben wurden nach dieser Behandlung wie gewöhnlich einige Tage bei 33° C zur Abdunstung des

Mediums aufbewahrt. Darnach wurden sie in günstige Bedingungen versetzt und zur Keimung gebracht. Es keimten im Mittel von Helianthus 43 %, von Sinapis 61 % aus.

Die übrigen Proben wurden anders behandelt. Sie wurden nur kurze Zeit abdunsten lassen, so daß wohl der außen anhaftende Alkohol, nicht aber der im Innern der Objekte befindliche verdunsten konnte. Darnach wurden diese Samen, jedes einzelne Individuum für sich, angequellt und zur Keimung gebracht. Es zeigte sich auch hier im großen ganzen derselbe Keimprozentsatz, wie bei den Objekten, die längere Zeit bei 33° C gelegen hatten, ehe sie ausgekeimt wurden.

Würde der Alkohol gleichzeitig in alle Samen und Früchte eindringen und dieselben gleichmäßig erfüllen, dann hätten hier sämtliche Objekte beim Anquellen und im Keimbett sterben müssen, da durch den Hinzutritt von Wasser zu dem Alkohol wässerige Lösungen dieses Mediums entstehen, die nach den Untersuchungen Kurzwellys[1]) in kurzer Zeit tödlich wirken.

Die Keimprozente beliefen sich bei diesen Versuchen bei Helianthus auf 35 %, bei Sinapis auf 53 %. Sie waren also etwas niedriger als die obigen Prozentsätze. Dies läßt sich vielleicht so erklären, daß hier bei einigen Objekten der Alkohol in geringem Grade eingedrungen war, aber noch nicht getötet hatte. Beim Anquellen wirkte dieser Alkohol durch den Wasserzutritt tödlich. Bei den ersten Versuchen waren derartige Samen und Früchte durch das längere Abdunsten bei 33° C gerettet worden, und es hatten sich somit höhere Keimungsprozentsätze ergeben.

Die nächsten Versuche dienten dazu, das Eindringen der Medien in die Objekte zu beobachten und zu entscheiden, ob das Herauslösen von Stoffen aus den Zellen irgend welchen Einfluß auf die Abnahme der Resistenz des betreffenden Organismus hat. Nach den früheren Versuchen war es sehr wahrscheinlich, daß das Herauslösen des Öls aus den Helianthusfrüchten den Tod derselben bedingt hatte, da die Früchte sämtlich abgetötet waren, nachdem sie ihr Öl verloren hatten.

Zum Nachweis des Eindringens der Medien in die Objekte wurde Alkohol benutzt, der mit exsiccatortrockenem Sudan versetzt wurde, so daß eine ca. 3 %ige Lösung entstand. Beim Eindringen des Alkohols wurde das Öl der Samen rot gefärbt und zeigte so den Weg, den das Medium eingeschlagen hatte.

---

1) Kurzwelly, Jahrb. f. wissensch. Bot., 1903, Bd. XXXVIII, pag. 309—311.

Das Eindringen des Agens und damit zugleich das Herauslösen des Öls geht von der Peripherie aus und schreitet nach innen vorwärts. Die Rotfärbung ließ sich schon makroskopisch sehr gut an den Objekten und an Schnitten durch dieselben erkennen. Die verwandte Menge von Sudanlösung war bei diesem Versuch im Verhältnis zur Anzahl der darin liegenden Helianthusfrüchte sehr klein. Die Lösung sättigte sich daher bald mit Öl, und dasselbe wurde nicht mehr herausgelöst, sondern verblieb im Zellinnern, wo es durch das eindringende Sudan gefärbt wurde. Trotzdem nun diese Samen ihr Öl zum größten Teil noch enthielten, keimten sie, nachdem das Medium abgedunstet war, doch nicht mehr aus.

Demnach scheint das Öl und damit die Reservestoffe für eine Widerstandsfähigkeit der Objekte gegen Gift nicht allein in Frage zu kommen. Es scheint vielmehr so zu sein, daß der Zellprotoplast durch das eindringende Medium abgetötet wird und das Herauslösen des Öls nur eine Erscheinung ist, die mit dem Eindringen des Agens Hand in Hand geht.

Die eben besprochenen Tatsachen wurden an geschälten Helianthusfrüchten beobachtet, die ca. 5 Monate der Einwirkung von alkoholischer Sudanlösung ausgesetzt gewesen waren. Sie waren fast alle durchgängig rot gefärbt und tot. Neben diesen Objekten, die in der Überzahl waren, befanden sich einige, in die das Medium trotz des fünfmonatigen Aufenthaltes darin noch nicht eingedrungen war, oder die nur in den äußersten Zellschichten eine schwache Färbung aufwiesen. Diese konnten alle zur Keimung gebracht werden, da das Medium in diesen Fällen noch nicht bis zum embryonalen Gewebe vorgedrungen war und dieses folglich noch nicht getötet hatte.

Samen mit absichtlich verletzter Membran und solche, die nur einen Cotyledo besaßen, wurden in der erwähnten Sudanlösung in kurzer Zeit durchgängig gefärbt und erwiesen sich als tot. Ab und zu kam es auch vor, daß Objekte, die für intakt gehalten worden waren, nach kurzer Zeit an ihrer Oberfläche Färbungen in Gestalt von feinen roten Pünktchen und Strichen zeigten. Bei näherem Zusehen stellten sich an diesen Stellen feine Verletzungen der Samenschale heraus, wodurch dem Medium der Eintritt in die Objekte erleichtert wurde. Derartige Verletzungen konnten sehr leicht beim Abschälen der Fruchtschale entstanden sein. Solche Samen wiesen dann auch binnen kurzem im Inneren Rotfärbungen auf und waren bald dem Tode verfallen.

Ausschlaggebend für die Ansicht, daß der Tod durch das eindringende Gift, nicht aber durch das Herauslösen von Reservestoffen hervorgerufen wird, waren vor allem die folgenden Versuche. Diese kamen mit öl- resp. fetthaltigen und fettarmen Samen zur Ausführung. Es wurden hierzu geschälte, exsiccatortrockene Samen resp. Früchte von Helianthus annuus, Trifolium incarnatum und Pisum sativum benutzt. Die Objekte wurden einerseits reinem, absolutem Alkohol, andererseits Alkohol, der mit den in ihm löslichen Reservestoffen des jeweiligen Untersuchungsmaterials gesättigt war, ausgesetzt. Für Helianthus wurden dieselben Versuche außerdem mit Äther ausgeführt.

Um den Medien, die in die Helianthusfrüchte ziemlich langsam eindringen, das Eindringen zu erleichtern, wurde den Früchten ein Stück von den Cotyledonen abgeschnitten. Bei Pisum und Trifolium war eine derartige Operation nicht nötig, da die Medien nach früher angestellten Untersuchungen sehr leicht in diese geschälten Objekte eindringen (vgl. pag. 90).

Die Anwendung der reinen, wie der reservestoffgesättigten Medien erfolgte auf zweierlei Weise. Für die einen Versuche wurden die Objekte einer im Vergleich zu ihrer Zahl sehr großen Flüssigkeitsmenge ausgesetzt, für die anderen gerade nur mit Flüssigkeit überdeckt.

Die Versuche wurden in Glasstopfenflaschen vorgenommen. Diese Flaschen fanden sämtlich bei gleicher, konstanter Temperatur in Exsiccatoren Aufnahme. Für die Versuche mit Pisum wurde dem reservestoffgesättigtem Alkohol ca. 2 % Lecithin zugesetzt.

Lecithin ist in ziemlicher Menge in Alkohol löslich. Pisum enthält in der Regel bis ca. 1,25 % Lecithin. Durch den Lecithinzusatz zu dem Alkohol sollte ein Herauslösen des Lecithins vermieden werden, da beim Eindringen des Alkohols nunmehr außen und innen ungefähr gleiche Lösungen von Lecithin entstanden.

Das Lecithin wurde vor der Lösung in Alkohol zu dünnen Platten auf Glastäfelchen ausgestrichen und im Exsiccator getrocknet. Zur Lösung wurden dann direkt diese Lecithinplättchen in den Alkohol gebracht.

Das Ausziehen der Reservestoffe aus den Samen mußte bei derselben Temperatur vorgenommen werden, bei der später die Aufstellung der Versuchsflaschen erfolgen sollte, da ja die Medien bei verschiedener Temperatur verschieden große Mengen lösen. Es wurde zu diesem Zwecke ein Ort mit konstanter Temperatur ausgewählt, wie ihn das im Institut vorhandene Wärmezimmer darbot.

12. Versuchsreihe.

Hängt die Abnahme der Resistenz und der eintretende Tod von Samen und Früchten in Giftstoffen mit dem Herauslösen von Reservestoffen durch letztere zusammen?

Untersuchungsobjekt	Versuchsanstellung	Aufenthaltsdauer im Medium			Aussehen der Objekte nach dem Tode
		1 Tag	3 Tage	5 Tage	
Helianthus annuus: (Keimfähigkeit der Kontrollobjekte = 100 %)	Früchte in ca. 30 ccm Alkohol resp. Äther	46 resp. 40 %	9 resp. 6 %	0 %	weiß, alles Öl ausgelöst
	Früchte gerade bedeckt von Alkohol resp. Äther	42 resp. 39 %	8 resp. 11 %	0 %	gelblich-weiß, nicht alles Öl ausgelöst
	Früchte in ca. 300 ccm ölgesättigtem Alkohol resp. Äther	45 resp. 44 %	6 resp. 5 %	0 %	gelblichbraun, vollständiger Ölgehalt
	Früchte gerade bedeckt von ölgesättigtem Alkohol resp. Äther	38 resp. 41 %	7 resp. 4 %	0 %	do.
	Früchte gerade bedeckt von übersättigtem (Öl zum Teil ausgefallen) Alkohol resp. Äther	43 resp. 42 %	9 resp. 8 %	0 %	do.
Pisum sativum: (Keimfähigkeit der Kontrollobjekte = 79 %)	Samen gerade bedeckt von Alkohol	0 %	0 %	0 %	kein Unterschied gegen frische Samen
	Samen gerade von reservestoffgesättigtem Alkohol bedeckt	0 %	0 %	0 %	do.
	Samen von reservestoffgesättigtem Alkohol + 2 % Lecithin gerade bedeckt	0 %	0 %	0 %	do.
Trifolium incarnatum: (Keimfähigkeit der Kontrollobjekte = 51 %)	Samen gerade von Alkohol bedeckt	0 %	0 %	0 %	do.
	Samen gerade von reservestoffgesättigtem Alkohol bedeckt	0 %	0 %	0 %	do.

Um die Medien mit löslichen Reservestoffen zu sättigen, wurde folgender Weg eingeschlagen. Die Früchte resp. Samen wurden fein gemahlen, und das Mehl im Exsiccator getrocknet. Bei Trifolium geschah das Trocknen des Mehles durch längeren Aufenthalt bei 100 ° C. Waren die gemahlenen Objekte trocken, so wurden sie in die Medien gebracht und längere Zeit darin gelassen. Es bedurfte einer ziemlich großen Menge Mehl, um nur eine geringe Flüssigkeitsmenge mit Reservestoffen zu sättigen. Die Agentien wurden dann mit trockener Pipette vor-

sichtig über dem Mehl abgehoben und in trockene Flaschen gebracht. Hier wurde soviel von den Medien abdunsten lassen bis eben eine Trübung eintreten wollte, die Agentien also gesättigt waren.

Nun wurden die Flaschen mit gutschließenden Glasstopfen, die zum Überflüsse noch mit einer Spur Vaseline eingefettet waren, verschlossen. Auf diese Weise wurde jeder weiteren Verdunstung der Medien vorgebeugt.

Die Ausführung der Versuche zerfällt in mehrere Abteilungen, in denen je 25 Objekte unterscht wurden. Jeder einzelne Versuch wurde dreimal ausgeführt und das Mittel daraus gezogen. Die Versuchsanstellung ist leicht aus der vorstehenden Tabelle ersichtlich.

Nach all den angestellten Untersuchungen ist es kaum anzuzweifeln, daß die Resistenz der untersuchten Samen gegenüber Giften auf der Schwerdurchlässigkeit der Samenhüllen beruht, da der Tod in Kürze eintritt, wenn die Medien ungehindert in das Innere der Objekte eindringen können. Der Tod ist aber nach den zuletzt angestellten Versuchen nicht die Folge des Herauslösens von Reservestoffen. Er tritt auch ein, wenn dies Herauslösen unmöglich gemacht ist, und wird somit im wesentlichen durch die Wirkung des eingedrungenen Giftes hervorgerufen.

B. Versuche mit Schimmelpilzen, Hefe und Bakterien.

Die Versuche mit Mikroorganismen wurden von denselben Gesichtspunkten aus unternommen, wie die mit Samen und Früchten angestellten Untersuchungen. Doch erforderte hier die Gefahr einer Infektion größte Sorgfalt und Aufmerksamkeit, um falschen Resultaten vorzubeugen. Es mußte daher vor allem bei sämtlichen Versuchen peinlichst steril gearbeitet werden.

An Pilzen standen Phycomyces nitens, Aspergillus niger und Botrytis cinerea in Reinkulturen zur Verfügung. Penicillium glaucum wurde von neuem isoliert.

Da für die Versuche größere Mengen von Pilzsporen nötig waren, wurden die Pilze auf Brot gezüchtet, das mit schwach saurer, ca. 5 %iger Zuckerlösung getränkt und fraktioniert sterilisiert worden war. Von diesen Kulturen wurde das Material, sobald volles Wachstum und reichliche Sporenbildung eingetreten war, abgeerntet.

Die Sporen von Penicillium und Aspergillus wurden auf sterile Fließpapierstreifchen, die mit steriler Pinzette über die Kulturen hingezogen wurden, aufgeschmiert. Bei Phycomyces dagegen wurde der Pilzrasen einfach mit steriler Schere abgeschnitten und in kleinen

Portionen in sterile Fließpapierkapseln eingepackt. Beim Abernten von Botrytis wurde ähnlich verfahren. Die so mit Untersuchungsmaterial beschickten Kapseln und Streifchen wurden in sterilen Schalen im Exsiccator getrocknet.

Sobald die Objekte exsiccatortrocken waren, wurden sie nach vorheriger Prüfung auf ihre Keimfähigkeit zu den einzelnen Versuchen verwandt.

Für die Untersuchungen bei Zimmertemperatur wurde das Material einfach in die Medien eingelegt. Nach Beendigung des jeweiligen Versuches fanden die Objekte in einem sterilen, beiderseits mit Wattepfropfen verschlossenem Glasrohr Aufnahme. In diesem wurden sie so lange unter Lichtabschluß bei ca. 33° C aufbewahrt bis die Agentien völlig verdunstet waren. Hierauf erfolgte dann das Übertragen dieser mit Giftstoffen behandelten Pilzporen in sterile Nährlösung. Letztere fand zur Auskeimung der Sporen bei ca. 25° C im Dunkeln Aufstellung.

Wurde die Einwirkung der Gifte bei höheren Temperaturen untersucht, so kamen die Agentien samt Untersuchungsobjekten in sterile Erlenmeyer, die auf die übliche Weise an Steigrohren befestigt und im Wasserbade erhitzt wurden. Nach Abschluß eines jeden Versuches wurde die Übergangsstelle von Erlenmeyer und Steigrohr mit einer Flamme abgeglüht, der Erlenmeyer abgenommen, das betreffende Agens vorsichtig und schnell abgegossen, und der Erlenmeyer mit bereitgehaltenem sterilen Wattepfropf verschlossen. Die mit Pilzsporen behafteten Fließpapierstreifen oder Kapseln, die in den Erlenmeyern zurückblieben, wurden in diesen Gefäßen auf die übliche Weise bei 33° C zum Abdunsten der Medien aufgestellt und darauf direkt mit steriler Nährlösung beschickt.

Bei Versuchen mit Alkohol und Chloroform bei 100° C wurden die zugeschmolzenen Röhren nach Beendigung der Untersuchungen geöffnet, die Objekte aus den Agentien herausgenommen und in sterilen Glasröhren getrocknet. Dann wurden sie in Nährlösung übergeführt.

Die Nährlösung bestand für die Pilzkulturen aus $^1/_2$ % Fleischextrakt + 3 % Zucker und reagierte schwach sauer.

Das Überimpfen von den Reinkulturen auf die Brotkulturen, das Abernten von letzteren, das Übertragen in die Agentien, das Entnehmen aus diesen, das Einbringen in Nährlösung usw. erfolgte in einem sterilen Dampfkasten, wie er von Kurzwelly[1]) beschrieben wurde.

---

1) Kurzwelly, Jahrb. f. wissensch. Bot., 1903, Bd. XXXVIII, pag. 305.

Da es sich bei diesen Versuchen mit Pilzsporen nur darum handelte, die Grenze der Resistenz festzustellen, so wurde von quantitativen Unterschieden abgesehen, und es genügte die makroskopische Beobachtungsmethode. Ab und zu wurden auch einige mikroskopische Beobachtungen im hängenden Tropfen vorgenommen.

Jeder einzelne Versuch wurde zur Vermeidung von Irrtümern mindestens dreimal ausgeführt. Nebenbei lieferten die Beobachtungen im hängenden Tropfen eine Kontrolle für die Richtigkeit der Resultate.

Es war von Vorteil den Medien bei längerer Einwirkung nicht nur einen Fließpapierstreifen auszusetzen, sondern immer eine größere Anzahl zu jedem Versuch heranzuziehen. Es zeigte sich, daß bei längerer Einwirkungsdauer der Agentien immer nur wenige Sporen lebensfähig blieben. Oft waren dann auf einem Fließpapierstreifen sämtliche Sporen tot, während ein anderer noch vereinzelte keimfähige Individuen beherbergte. Es konnte daher, wenn nur ein Fließpapierstreifen mit Sporen verwandt wurde, leicht geschehen, daß die Pilze für tot erklärt wurden, während eigentlich noch ein kleiner Prozentsatz ihrer Sporen am Leben war, der sich durch größere Resistenz auszeichnete, sich zufällig aber an einem anderen Papierstreifen befand. Durch Verwendung vieler Streifen wurde die Möglichkeit derartig resistente Sporen mitzubekommen außerordentlich erhöht.

Während aller Versuche überzeugte ich mich durch Kontrollkulturen, daß die nicht mit Giftstoffen behandelten, exsiccatortrockenen Schimmelpilze unter denselben Bedingungen ein gutes Wachstum zeigten.

Die Versuche mit Bakterien und Hefen beschränkten sich im Gegensatz zu den Untersuchungen an Pilzen, die den verschiedensten Agentien ausgesetzt wurden, einzig und allein auf die Einwirkung von Äthylalkohol, der bei Zimmer- und Siedetemperatur zur Anwendung kam.

Micrococcus prodigiosus und Saccharomyces cerevisiae, eine untergärige Reinzuchthefe, wurden von Reinkulturen abgeimpft. Bacillus mesentericus wurde auf andere Weise erlangt.

Zur Erlangung reichlichen Untersuchungsmaterials wurde Micrococcus prodigiosus und die Hefe sowohl in Nährlösung als in Petrischalen auf Agar-Agar oder Gelatine gezogen. Die Nährlösung bestand für Micrococcus prodigiosus aus $^1/_2\,\%$ Fleischextrakt $+\,2\,\%$ Pepton und war neutralisiert. Für die Petrischalenkulturen war dieser Nährlösung $1^3/_4\,\%$ Agar-Agar zugesetzt. Als Nährlösung für Hefe diente ein Wasserauszug aus gemahlenem Malz. Durch Zusatz von $10\,\%$ Gelatine wurde daraus ein Nährboden für Kulturen in Petrischalen hergestellt.

Sobald die Kulturen ungefähr das Maximum ihres Wachstums erreicht hatten, wurden sie im sterilen Dampfkasten abgeerntet. Die Petrischalenkulturen wurden zu diesem Zwecke wie Aspergillus und Penicillium auf Fließpapierstreifen aufgeschmiert. Beim Abernten aus Nährlösungen wurden sterile Fließpapierstreifen in die Kulturen eingetaucht. Dann wurde je ein Streifen in einen kleinen, sterilen Erlenmeyer gebracht und in diesem tüchtig durchgeschüttelt, so daß die Bakterien oder Hefen in möglichst feiner Verteilung an die Wände des Gefäßes angeschmiert wurden und auch an den Papierstreifen keine dicken Schichten bilden konnten.

Durch dieses Verfahren sollte es vermieden werden, daß dicke Schichten von Bakterien oder Hefen in eingetrocknetem Zustande den Alkohol nur schwer oder gar nicht in sich eindringen ließen, und so im Innern dieser Lagen befindliche Organismen überhaupt nicht mit dem Medium in Berührung kamen und daher am Leben blieben. Es konnte sonst leicht in diesem Falle von Alkoholresistenz gesprochen werden, während die Objekte gar nicht mit dem Medium zusammengekommen waren.

Die Ernte aus den Petrischalenkulturen wurde in sterilen Gefäßen im Exsiccator getrocknet, dasselbe geschah mit den Erlenmeyern, die den Ertrag der Nährlösungskulturen in sich bargen.

Nach eingetretener Trockenheit wurden die Streifen aus den Petrischalen und Erlenmeyern entnommen und, nachdem sie auf ihre Lebenskraft geprüft worden waren, in sterile, mit Alkohol beschickte Gefäße gebracht. In diesen wurden sie wie die Pilzsporen, teils bei Zimmertemperatur im Exsiccator aufbewahrt, teils zum Sieden gebracht. Die Erlenmeyer, deren Wandungen durch das Umschütteln der Streifchen mit Bakterien oder Hefen beschmiert waren, wurden mit Alkohol gefüllt und ebenso wie die Fließpapierstreifen behandelt.

Die Untersuchungsgefäße waren sämtlich mit Wattepfropfen verschlossen. Nach Abschluß eines jeden Versuches wurden sie vorsichtig geöffnet und der Alkohol abgegossen. Dann wurden sie schnell wieder mit sterilem Wattebausch verschlossen und fanden zum Abdunsten der Medien bei ca. 33° C Aufstellung. Hierauf wurden sie mit Nährlösung beschickt und zum Auskeimen bei ca. 25° C im Dunkeln aufgestellt. Aus diesen Kulturen wurde dann sowohl Saccharomyces als auch Micrococcus prodigiosus noch auf Gelatine- resp. Agarröhrchen übergeimpft. Erst dann wurde der Versuch als gültig angesehen, wenn sowohl in der Nährlösung als in den Röhrchen Wachstum eingetreten war oder ausblieb. Bei Versuchen mit Micrococcus prodigiosus war das Über-

impfen auf Agarröhrchen direkt nötig, da die charakteristische rote Farbe desselben nur hier auftrat, in Bouillonkulturen aber verdeckt wurde. Die Bildung des roten Farbstoffes wurde in diesen Fällen als entscheidend für die Anwesenheit des Micrococcus prodigiosus angesehen.

Zur Erlangung des Bacillus mesentericus und zur Gewinnung reichlichen Sporenmaterials für die Untersuchungen wurde folgender Weg eingeschlagen:

Rohe, ungeschälte Kartoffeln wurden in kleine Stücke geschnitten und in einer Kochflasche ca. $^1/_2$ Stunde lang mit Wasser gekocht. Dann wurde die Flüssigkeit abfiltriert und in einer mit Wattebausch verschlossenen Flasche nachmals ca. 10 Minuten gekocht. Hierauf wurde diese Flasche im Wärmezimmer bei ca. 30° C aufgestellt.

Bereits am nächsten Tage zeigte sich in der Flüssigkeit Bakterienwachstum, und am zweiten Tage war eine deutliche Kahmhaut ausgebildet. Hiervon auf sterile Kartoffelscheiben abgeimpfte Kulturen zeigten in faltigen, wulstigen Erhebungen das charakteristische Bild des Bacillus mesentericus. In der Flüssigkeit waren inzwischen auch Sporen zu Boden gesunken und hatten sich dort angesammelt. Nach weiteren 2 Tagen wurde die Flasche tüchtig durchgeschüttelt, um das Absetzen der Sporen zu beschleunigen. Dasselbe wurde nach weiteren 2 Tagen abermals wiederholt. Nachdem sich auf diese Weise reichlich Sporen abgesetzt hatten, wurde die darüberstehende Flüssigkeit im sterilen Dampfraum abgegossen und durch steriles Wasser ersetzt. Durch tüchtiges Schütteln in letzterem wurden die Sporen ausgewaschen und so gut als möglich von den schleimigen Sekreten, die sie bei ihrem Wachstum in Kartoffelnährlösung zu umgeben pflegen, befreit. Durch dies Auswaschen sollte es vermieden werden, daß die Schleime in eingetrocknetem Zustande die Sporen fest umschlossen, denn es war denkbar, daß dadurch dem Alkohol der Zutritt zu den Sporen versperrt und so die Resistenz derselben ermöglicht wurde.

Nachdem sich die Sporen nach dem Auswaschen zu Boden gesetzt hatten, wurde das schleimige Wasser abgegossen und dafür frisches, steriles Wasser zugesetzt. Durch Schütteln wurde dann eine Sporenaufschwemmung erzielt, und aus dieser das Material abgeerntet. Das Verfahren war dabei dasselbe, wie es bei der Ernte von Micrococcus prodigiosus und Hefe aus Nährlösungen angewandt worden war. Ebenso schloß sich die weitere Behandlung völlig an diese Objekte an.

Als Nährlösung, in die das Untersuchungsmaterial nach Schluß der Versuche gebracht wurde, diente beim Bacillus mesentericus eine filtrierte sterile Kartoffelabkochung. Ein vierwöchiger Aufenthalt bei

ca 30° C lieferte in den Erlenmeyern, auf welche die sterile Kartoffelauskochung verteilt war, kein Wachstum und garantierte für die Sterilität derselben. Zur Kontrolle wurden die Sporen außerdem in allen Fällen auf sterile Kartoffelscheiben geimpft, auf denen sich ja der Bacillus mesentericus durch ganz typisches Wachstum auszeichnet und daher sicher zu erkennen ist. Nährlösung und Kartoffelscheiben, die mit Sporen geimpft waren, wurden stets bei ca. 30° C aufgestellt.

Die Kultur, von welcher der Kartoffelbazillus abgeerntet wurde, war keine Reinkultur im eigentlichen Sinne, da keine Isolierung des Bacillus mesentericus stattgefunden hatte. Es war leicht möglich, daß neben dem Kartoffelbazillus spärlich noch andere Bakterien vorhanden waren. Verschiedene untersuchte Proben hatten allerdings nur die Anwesenheit des Bacillus mesentericus ergeben. Da sich dieser bekanntlich durch große Resistenz auszeichnet, so war nicht anzunehmen, daß er von einem der event. noch vorhandenen Bakterien an Widerstandskraft übertroffen und im Wachstum unterdrückt werden würde.

Die ersten Versuche wurden mit Pilzsporen und zwar bei Zimmertemperatur vorgenommen.

Sowohl Penicillium glaucum und Aspergillus niger, als auch Phycomyces nitens keimten nach dreimonatigem Aufenthalt in Amylalkohol, Äther, Äthylalkohol und einem Gemisch der letzten beiden Medien in Kürze aus.

Nebenbei wurden noch einige Versuche mit Botrytis cinerea angestellt und dieser verschieden lange Zeit dem Einfluß von Äthylalkohol ausgesetzt. Auch nach 300tägigem Aufenthalt in diesem Medium keimte der Pilz binnen kurzer Zeit aus und zeigte an den Fließpapierstreifen üppiges Wachstum.

Die folgenden Tabellen zeigen die Versuche, die mit den Pilzsporen bei höheren Temperaturen ausgeführt wurden.

Die mit siedendem Chloroform behandelten Aspergillussporen zeigten nach $^1/_4$- bis 3 stündiger Einwirkung dieses Mediums noch keine Schädigung, sondern keimten ziemlich schnell aus und gaben darin den Kontrollsporen nichts nach. Nach 4 stündiger Einwirkungsdauer machte sich schon eine merkliche Keimverzögerung geltend, die sich bei 6- und 8 stündiger Einwirkungszeit noch wesentlich steigerte. Bei der Anwendung von siedendem Äthylalkohohl war kaum irgendwelche Keimverzögerung nachzuweisen, sondern es trat plötzlich völlig unvermittelt nach 3 stündiger Einwirkung der Tod ein. Amylalkohol wirkte auch hier, wie bei Samen und Früchten, weniger schädlich als Äthylalkohol. Die Sporen zeigten nach 2 stündigem Aufenthalt in Amylalkohol von

13. Versuchsreihe.

Aspergillus niger.

Aufenthalt im Exsiccator = 12 Tage.

Dauer der Einwirkung in Stunden	Siedendes (61° C) Chloroform	Siedender (78° C) Äthylalkohol	Amylalkohol von 100° C	Paraffinöl von 100° C	Trocken-temperatur von 100° C
1/4	+	+	+	+	+
1	+	+	+	+	+
2	+	+	+	+	+
3	+	−	+	+	+
4	+	−	−	+	+
6	+	−	−	+	+
8	+	−	−	+	+

14. Versuchsreihe.

Penicillium glaucum.

Aufenthalt im Exsiccator = 12 Tage.

Dauer der Einwirkung in Stunden	Siedendes (61° C) Chloroform	Siedender (78° C) Äthylalkohol	Amylalkohol von 100° C	Paraffinöl von 100° C	Trocken-temperatur von 100° C
1/4	+	+	+	+	+
1	+	+	+	+	+
3	+	+	+	+	+
6	+	+	+	+	+
8	+	−	−	−	−
16	−	−	−	−	−

100° C Keimverzögerung, erhielten sich aber noch während 3 stündiger Einwirkungsdauer dieses Mediums am Leben. Die Einwirkung von Paraffinöl und einer Trockentemperatur von 100° C wurde von den Sporen 8 Stunden vertragen, doch tat sich hier die Schädigung schon ziemlich zeitig durch Keimverzögerung und spärlicher werdendes Auskeimen kund. Letzteres konnte schon makroskopisch sehr gut beobachtet werden. Nach 1/4 stündiger Einwirkung des Paraffinöls und der Trockentemperatur zeigten die Objekte noch dieselbe Keimgeschwindigkeit wie das unbehandelte Kontrollmaterial. Nach 1 Stunde stellte sich bereits Keimverzögerung ein. Nach 2 Stunden verlangsamte sich das Auskeimen noch mehr und es machte sich auch ein spärlicheres Wachstum geltend. Während sich die Fließspapierstreifen

sonst sofort mit einer üppigen Pilzkultur überzogen, trat das Wachstum jetzt nicht gleichzeitig an allen Stellen, sondern nur an einzelnen Punkten des Fließpapierstreifens ein. Die Keimverzögerung und das spärliche Wachstum erhöhten sich mit der Länge der Einwirkungsdauer immer mehr. Nach 8 stündiger Einwirkungszeit war das Wachstum minimal und setzte erst nach vielen (6, 8, ja 10 Tagen) Tagen ein.

Ganz Ähnliches wie an Aspergillus niger ließ sich an Penicillium glaucum beobachten. Doch trat bei letzterem in allen Fällen, wo die Versuche länger als 1 Stunde ausgedehnt wurden, Keimverzögerung ein, wärend an Aspergillus bei Einwirkung von siedendem Äthylalkohol keine Keimverzögerung zu verzeichnen gewesen war.

15. Versuchsreihe.

Phycomyces niteus.

Aufenthalt im Exsiccator = 18 Tage.

Dauer der Einwirkung in Stunden	Siedendes (61° C) Chloroform	Siedender (78° C) Äthylalkohol	Chloroform von 100° C	Äthylalkohol von 100° C	Paraffinöl von 100° C	Trocken-temperatur von 100° C	Siedender (137° C) Amylalkohol
1/4	+	+	+	+	+	+	—
1	+	+	+	+	+	+	—
3	+	+	+	+	+	+	—
6	+	+	+	+	+	+	—
10	+	+	+	+	+	+	—
18	+	+	+	+	+	+	—
30	+	+	—	—	+	+	—
48	—	—	—	—	—	—	—

Bei Phycomyces nitens, der sich vor Aspergillus und Penicillium durch erheblich größere Resistenz auszeichnete, setzte die Keimverzögerung nach ca. 10 stündiger Einwirkungsdauer der Medien und Trockentemperatur ein und stieg mit der Verlängerung der Versuche.

Die Versuche mit Micrococcus prodigiosus und Saccharomyces cerevisiae lieferten in der Hauptsache nur negative Resultate. Von jedem Versuch waren 3 bis 5 Kölbchen angesetzt worden, um möglichst genaue Resultate zu erzielen.

Die in Nährlösung gezogenen Individuen von Micrococcus prodigiosus und von Hefe wurden schon durch einen 1/4 stündigen Aufenthalt in Alkohol bei Zimmertemperatur und ebenso bei 78° C getötet.

16. Versuchsreihe.

Versuche mit Bakterien und Hefen.

Dauer der Einwirkung in Stunden	Objekt	Micrococcus prodigiosus (Aufenthalt im Exsiccator = 8 Tage)				Saccharomyces cerevisiae (Aufenthalt im Exsiccator = 18 Tage				Bacillus mesentericus (Aufenthalt im Exsiccator = 18 Tage	
	Nährboden	Nährlösung		Agar-Agar		Nährlösung		Gelatine		Nährlösung	
	Temperat. des Alkohols	Zimmertemperat.	78° C	Zimmertemperat.	78° C	Zimmertemperat.	78° C	Zimmertemperat.	78° C	Zimmertemperat.	78° C
1/4		—	—	+	+	—	—	+	—	+	+
1		—	—	+	—	—	—	—	—	+	+
2		—	—	+	—	—	—	—	—	+	+
4		—	—	+	—	—	—	—	—	+	+
8		—	—	+	—	—	—	—	—	+	+
16		—	—	+	—	—	—	—	—	+	+
32		—	—	+	—	—	—	—	—	+	+
48		—	—	+	—	—	—	—	—	+	+

Die auf Agar-Agar gewachsenen Individuen von Micrococcus prodigiosus waren resistenter. Sie blieben in Alkohol bei Zimmertemperatur innerhalb der Versuchszeit (48 Stunden) am Leben, in siedendem Alkohol erhielten sie sich nur 1/4 Stunde, und zwar konnte nur in zwei von fünf Untersuchungsgefäßen Wachstum konstatiert werden.

Auch bei den Untersuchungen mit Hefe zeigten die auf festem Nährboden gezogenen Individuen größere Resistenz als die in Nährlösung gewachsenen. Sie lebten nach 1/4stündigem Aufenthalt in Alkohol bei Zimmertemperatur noch, starben jedoch bei längerer Einwirkungsdauer in allen Fällen ab. Siedenden Alkohol vertrugen sie überhaupt nicht.

Weit widerstandsfähiger als diese vegetativen Formen waren Bakteriensporen, denen ebenso wie Pilzsporen und Samen durch eine derbe Membran sicherlich weitgehendster Schutz gewährt wird. Die Sporen vom Bacillus mesentericus, der ja hinlänglich durch seine große Resistenz bekannt ist, zeigten sowohl nach Behandlung mit Alkohol bei Zimmertemperatur, als mit siedendem Alkohol innerhalb der Versuchszeit noch Leben. Sie keimten in kürzester Zeit aus und zeigten im Vergleich zu Kontrollsporen nicht die geringste Schädigung.

C. Versuche mit Moospflänzchen.

Die frischen Moospflänzchen[1]) wurden zunächst sauber ausgesucht und zur Entfernung von Erde und Sand in fließendem Wasser öfters abgespült. Darnach wurden sie auf Fließpapier ausgebreitet und an der Luft getrocknet, woran sich zur weiteren Austrocknung ein 14tägiger Aufenthalt im Exsiccator anschloß.

Von den exsiccatortrockenen Moosen wurden dann Proben in Wasser eingeweicht und mit 5—10 %iger Salpeterlösung auf Plasmolysierbarkeit geprüft. Trat Plasmolyse ein, und zeigten sich die Objekte demnach noch lebensfähig, so wurde das betreffende Material zu den verschiedenen Versuchen benutzt.

Die Versuche wurden in der Hauptsache bei Zimmertemperatur vorgenommen, nur wenige fanden bei etwas höherer Temperatur statt.

Für die Versuche selbst wurden die Moospflänzchen in mehrere Gruppen eingeteilt, die mit verschiedenen fettigen oder öligen Substanzen imprägniert wurden. Zu diesem Zwecke kam eine Probe in Paraffinöl, eine zweite in Mandelöl, eine dritte in Ölsäure, eine vierte in eine Mischung der beiden letzgenannten, eine fünfte in Kakaobutter und eine sechste in Vaseline. Um bei Verwendung der letzten beiden Stoffe, die bei Zimmertemperatur fest sind, eine Imprägnation zu ermöglichen, wurden diese im Thermostaten bei 40—45° C aufgestellt und dadurch in flüssigem Zustande erhalten. Die übrigen Medien fanden in einem Exsiccator Aufstellung.

Die Moospflänzchen blieben ca. 8 Tage in den Imprägnationsmitteln, darauf wurden sie wieder mittels Plasmolyse auf ihre Lebensfähigkeit untersucht. Hierbei mußten ganz besonders die mit Kakaobutter und Vaseline imprägnierten Pflänzchen nach dem Entnehmen aus diesen Medien schnell und gründlich mit Fließpapier abgetupft werden, um zu verhindern, daß sich die Objekte mit einer festen Hülle aus Kakaobutter und Vaseline umgaben, und ein Anquellen in Wasser dadurch bedeutend erschwert wurde.

Hatten sich die mit Ölen und Fetten behandelten Moose durch Plasmolysierbarkeit als ungeschädigt erwiesen, so wurden sie den Einwirkungen von wasserfreiem Benzin, Äther, Chloroform, Äthyl- und Amylalkohol ausgesetzt. Als Kontrolle wurden zu gleicher Zeit nicht imprägnierte, aber exsiccatortrockene Moospflänzchen auf ihre Resistenz gegen diese Gifte untersucht. Diese Kontrollversuche entsprachen alle

---

1) Für das Methodische bei diesen Versuchen vgl. Kurzwelly, Jahrb. f. wissenschaftl. Bot., 1903, Bd. XXXVIII, pag. 302—303.

den Untersuchungen, die seinerzeit schon von Kurzwelly[1]) angestellt wurden und bestätigen zugleich die von diesem erhaltenen Resultate (siehe Versuchsreihe 17—19). Es fehlen hierbei allerdings die Versuche mit Benzol und Schwefelkohlenstoff, doch sind dafür Untersuchungen mit Benzin und Amylalkohol ausgeführt worden. An Stelle von Bryum caespiticium trat hier Bryum argenteum. Die Einwirkung der Medien wurde ebenso wie bei Samen und Früchten, Pilzsporen usw. in kleinen Glasfläschchen, die in Exsiccatoren standen, vorgenommen.

Jeder einzelne Versuch umfaßte 4 Abteilungen. Die erste wurde nach 20-, die zweite nach 44-, die dritte nach 68- und die letzte nach 92 stündiger Einwirkung aus den Medien herausgenommen. Nachdem dann die anhaftenden Agentien durch mehrtägiges Liegenlassen an freier Luft völlig abgedunstet waren, wurden von jeder Abteilung 6 Pflänzchen auf die übliche Weise auf ihre Lebensfähigkeit geprüft.

Bei denjenigen Versuchen, bei denen Kakaobutter und Vaseline nicht von den Medien weggelöst wurden und daher die Objekte mit

17. Versuchsreihe.

Bryum argentum.

Giftiges Medium	Zuvor angewandtes Imprägnationsmittel	Einwirkungsdauer des Giftes in Stunden			
		20	44	68	92
Äther	Kakaobutter	+	—	—	—
	Ölsäure	+	—	—	—
	Kontrollobjekte	+	—	—	—
Benzin	Kakaobutter	+	—	—	—
	Ölsäure	+	—	—	—
	Kontrollobjekte	+	—	—	—
Chloroform	Vaseline	+	—	—	—
	Ölsäure	+	—	—	—
	Kontrollobjekte	+	—	—	—
Äthylalkohol	Kakaobutter	+	—	—	—
	Vaseline	+	—	—	—
	Kontrollobjekte	—	—	—	—
Amylalkohol	Kakaobutter	+	—	—	—
	Vaseline	+	—	—	—
	Kontrollobjekte	—	—	—	—

1) Kurzwelly, Jahrb. f. wissensch. Bot., 1903, Bd. XXXVIII, pag. 308.

einer dichten Schicht umgaben, war es nötig, dieses Material vor dem Anquellen etwas zu quetschen, um den kontinuierlichen Überzug zu zerstören und dem Wasser den Eintritt in die Zellen zu gewähren.

Die Untersuchungen, die mit Moospflänzchen ausgeführt wurden, dienten in gewisser Hinsicht als Ergänzung zu den Versuchen an Samen und Früchten, die sich mit dem Eindringen der Agentien und dem Herauslösen von Stoffen durch dieselben beschäftigt hatten.

Die Zellen der Moospflänzchen enthalten nun an und für sich fast gar keine in den Agentien löslichen Stoffe und sind nach den Untersuchungen Kurzwellys (vgl. auch Kontrollversuche in den Tabellen 17—19) gegen wasserfreien Alkohol, Äther, Chloroform usw. nur kurze Zeit oder gar nicht resistent.

Es entstand daher die Frage, ob derartige wenig widerstandsfähige Moospflänzchen durch Imprägnation mit teils in den Medien

18. Versuchsreihe.

Barbula muralis.

Giftiges Medium	Zuvor angewandtes Imprägnationsmittel	Einwirkungsdauer des Giftes in Stunden			
		20	44	68	92
Äther	Vaseline	+	—	—	—
	Mandelöl-Ölsäure	+	—	—	—
	Paraffinöl	+	—	—	—
	Kontrollobjekte	+	—	—	—
Benzin	Kakaobutter	+	—	—	—
	Vaseline	+	—	—	—
	Paraffinöl	+	—	—	—
	Kontrollobjekte	+	—	—	—
Chloroform	Kakaobutter	+	—	—	—
	Kontrollobjekte	+	—	—	—
Äthylalkohol	Kakaobutter	+	—	—	—
	Vaseline	+	—	—	—
	Mandelöl-Ölsäure	—	—	—	—
	Paraffinöl	—	—	—	—
	Kontrollobjekte	—	—	—	—
Amylalkohol	Vaseline	+	—	—	—
	Mandelöl-Ölsäure	—	—	—	—
	Kontrollobjekte	—	—	—	—

löslichen, teils darin unlöslichen Stoffen resistenter gemacht werden können.

Die Ergebnisse lassen sich leicht aus den Versuchsreihen 17 bis 19 entnehmen.

19. Versuchsreihe.

Ceratodon purpureus.

Giftiges Medium	Zuvor angewandtes Imprägnationsmittel	Einwirkungsdauer des Giftes in Stunden			
		20	44	68	92
Äther	Mandelöl	+	+	—	—
	Vaseline	+	+	—	—
	Kontrollobjekte	+	+	—	—
Benzin	Ölsäure-Mandelöl	+	+	—	—
	Kontrollobjekte	+	+	—	—
Chloroform	Mandelöl	+	—	—	—
	Kakaobutter	+	—	—	—
	Paraffinöl	+	—	—	—
	Ölsäure-Mandelöl	+	—	—	—
	Kontrollobjekte	+	—	—	—
Äthylalkohol	Mandelöl	—	—	—	—
	Vaseline	+	+	—	—
	Kakaobutter	+	—	—	—
	Paraffinöl	—	—	—	—
	Ölsäure	—	—	—	—
	Ölsäure-Mandelöl	—	—	—	—
	Kontrollobjekte	—	—	—	—
Amylalkohol	Ölsäure	—	—	—	—
	Kontrollobjekte	—	—	—	—

Die Moose zeigten sich in allen Fällen empfindlich. Die Versuche mit imprägnierten Pflänzchen ergaben in der Hauptsache keine anderen Resultate, als die Untersuchungen, die mit nichtimprägnierten Objekten (Kontrollversuche) angestellt wurden. Nur die mit Kakaobutter und Vaseline erfüllten Pflänzchen zeigten Äthyl- und Amylalkohol gegenüber ein anderes Verhalten als ihre Kontrollobjekte. Sie konnten 20 und in einem Fall sogar 44 Stunden in den Medien verbleiben ohne Schaden zu nehmen, während die Kontrollobjekte durchgängig nach 20 stündigem Aufenthalt darin abgetötet waren.

Kakaobutter und Vaseline sind in Äthyl- und Amylalkohol unlöslich oder wenigstens schwer löslich, und es schien daher nach diesen Versuchen möglich, die Resistenz der Objekte durch Imprägnation mit unlöslichen Stoffen zu erhöhen. Kakaobutter und Vaseline bildeten in den beiden Alkoholen einen deutlich wahrnehmbaren Überzug um die Moospflänzchen. In den übrigen Agentien konnte ein derartiger Überzug nicht zustande kommen, da die beiden Stoffe in diesen weggelöst wurden. Bei diesen Versuchen war die Resistenz nicht erhöht worden. Ebenso trat eine Resistenzerhöhung nicht ein, wenn die Moospflänzchen mit flüssigen Stoffen imprägniert worden waren.

Es war demnach anzunehmen, daß der Vaseline- resp. Kakaobutterüberzug die Erhöhung der Widerstandskraft gegen Äthyl- und Amylalkohol hervorrief, indem er den Medien den Eintritt in die Mooszellen erschwerte.

Zur Aufklärung dieser Frage wurden Moospflänzchen, die mit Kakaobutter oder Vaseline imprägniert waren, vor dem Einbringen in die Alkohole etwas gequetscht und gedrückt, um die Kontinuität des Überzuges zu zerstören und den Medien den Eingang in die Zellen zu erschließen oder zu erleichtern. Die so behandelten Objekte zeigten genau dieselben Ergebnisse, wie sie bei Versuchen mit nichtimprägnierten Pflänzchen zu verzeichnen waren, und erwiesen sich nach 20stündigem Aufenthalt in Äthyl- oder Amylalkohol als tot. Dasselbe trat ein, wenn das Zustandekommen des Überzuges auf andere Weise verhindert wurde. Wurden nämlich die imprägnierten Pflänzchen im Thermostaten bei einer Temperatur, bei der die Imprägnationsmittel flüssig waren, den Einwirkungen der beiden Agentien ausgesetzt, so war nach 20 Stunden keines mehr am Leben.

Mit der Zeit nimmt die Vaseline, die die Moospflänzchen umgibt, ein weichliches, schmieriges Aussehen an. Sie ist von den Medien durchdrungen. Diese sind in die Mooszellen gelangt und haben dieselben abgetötet. Zu gleicher Zeit war der schwachgelbe Kakaobutterüberzug durch die Agentien entfärbt, haftete in Äthylalkohol als weiße Masse an den Pflänzchen und war in Amylalkohol zum Teil abgesprengt und zu Boden gesunken. Sobald diese Zustände eingetreten waren, erwiesen sich die Objekte als tot.

Die Untersuchungen zeigen, daß die Resistenz der Moospflänzchen gegen die beiden Alkohole nur auf der Schwerdurchlässigkeit der Vaseline- resp. Kakaobutterüberzüge beruht und diese gewissermaßen schwerdurchlässige Schalen und Membranen vertreten.

Die durch die Agentien getöteten Moose unterschieden sich, wie schon Kurzwelly[1]) konstatieren konnte, äuserlich in nichts von ungeschädigtem Material, aber sie zeigten, wenn sie nach Verdunsten der Medien in Wasser eingeweicht unter dem Mikroskop untersucht wurden, den eingetretenen Tod. Das Protoplasma der Zellen war stark zusammengezogen, und die Chlorophyllkörner waren zumeist geschrumpft.

Vielfach fanden sich an den Moospflänzchen neben lebenden Zellen tote. Diese Erscheinung läßt sich verschieden erklären. Entweder sind die Protoplasten verschiedener Zellen eines und desselben Pflänzchens verschieden resistent gegen die Agentien, oder letztere dringen in die einzelnen Zellen mit verschiedener Geschwindigkeit ein, so daß die einen bereits länger den Wirkungen der Medien ausgesetzt und daher abgetötet waren, die anderen aber noch gar nicht oder erst kurze Zeit von den Agentien erfüllt waren, und daher noch Leben zeigten.

Allgemeine Erörterung der Versuche.

Die Resistenz des verschiedenen Untersuchungsmaterials war, ebenso wie das Verhalten der einzelnen Objekte den einzelnen Medien gegenüber, bei Zimmer- und hoher Temperatur verschieden groß.

Von den untersuchten Samen und Früchten zeigten Pisum sativum und Ervum leus[2]) bei Einwirkung der Agentien bei höheren Temperaturen die geringste Widerstandskraft. Pisum war im allgemeinen nach 8stündiger Einwirkungsdauer je nach Medium und Temperatur entweder bereits dem Tode überliefert oder nahe daran. Ervum war nicht viel resistenter. Nach 15stündigem Sieden in Chloroform keimten noch 6 % aus, nach gleichlangem Aufenthalt in siedendem Alkohol war der Tod aller Objekte eingetreten. Die angewandten Trockentemperaturen wurden von Ervum etwas besser ertragen als die Gifte bei diesen Temperaturen. Die übrigen Untersuchungsobjekte, Setaria italica, Trifolium incarnatum, Sinapis alba und Helianthus annuus waren bedeutend widerstandsfähiger als Ervum und Pisum. Trifolium hielt allen Versuchen, bei denen eine Temperatur von 100° C nicht überschritten wurde, während 48 Stunden stand. Sinapis und Helianthus zeigten ähnliches Verhalten. Erstere waren jedoch nach 48stündiger Einwirkungsdauer von siedendem Alkohol und Chloroform resp. Alkohol von 100° C bereits abgetötet, letztere hatten nach derselben Zeit durch Chloroform,

1) Kurzwelly, Jahrb. f. wissensch. Bot., 1903, Bd. XXXVIII, pag. 308.

2) Für Ervum leus wurde schon von Kurzwelly die geringe Resistenz gegen die Agentien bei Zimmertemperatur konstatiert; s. Jahrb. f. wissenschaftl. Bot., 1903, Bd. XXXVIII, pag. 312, 313.

Äthyl- und Amylalkohol den Tod gefunden, wenn diese Medien bei 100° C angewandt worden waren. Setaria war ebenso resistent wie Trifolium, konnte sich aber in siedendem Äthylalkohol unter keinen Umständen erhalten.

Am widerstandsfähigsten von den drei untersuchten Pilzen erwies sich Phycomyces nitens. Durch siedendes Chloroform, siedenden Äthylalkohol und Paraffinöl von 100° C wurde dieser Schimmelpilz erst nach 48 Stunden abgetötet. In Chloroform, Äthyl- und Amylalkohol von 100° C war er bereits nach 30 Stunden tot. Weit weniger resistent als Phycomyces waren Penicillium glaucum und Aspergillus niger. Auffällig war bei letzterem die große Empfindlichkeit gegen siedenden Äthylalkohol[1]), durch den er bereits nach 3 Stunden abgetötet war. Siedendem Chloroform, Paraffinöl von 100° C und einer Trockentemperatur von 100° C gegenüber blieb er während 8 Stunden resistent. Amylalkohol von 100° C tötete ihn nach 6stündiger Einwirkungszeit. Penicillium verhielt sich ähnlich wie Aspergillus und zeigte sich zum Teil noch weniger widerstandsfähig als dieser. Siedender Äthylalkohol wurde von ihm allerdings besser vertragen als wie von Aspergillus. Er wurde durch dieses Medium und ebenso durch Paraffinöl, Amylalkohol und eine Trockentemperatur von 100° C nach 8stündiger Einwirkungsdauer abgetötet. In siedendem Chloroform erhielt er sich während dieser Zeit am Leben, erwies sich aber nach 16stündigem Aufenthalt darin als tot.

Von den untersuchten Bakterien und Hefen waren nur die Sporen von Bacillus mesentericus durch größere Widerstandskraft ausgezeichnet und blieben während 48stündigem Aufenthalt in Äthylalkohol bei Zimmertemperatur und bei 78° C am Leben. Micrococcus prodigiosus wurde durch siedenden Alkohol schon nach 1 Stunde getötet, während er demselben Medium bei Zimmertemperatur 48 Stunden lang ungeschädigt Widerstand leistete. Die Hefe starb in siedendem Äthylalkohol in kürzester Zeit ab und hielt diesem Agens auch bei Zimmertemperatur nur während 15 Minuten stand.

Von den Laubmoosen, die zu Versuchen mit den Agentien bei Zimmertemperatur verwandt worden waren, zeichnete sich Ceratodon purpureus gegenüber Barbula muralis und Bryum argenteum durch etwas größere Resistenz aus. Im allgemeinen hielten alle drei Objekte den Medien, wenn sie die Einwirkung derselben überhaupt vertrugen, während 20 Stunden ungeschädigt stand.

---

1) Vgl. Einleitung pag. 68.

Was nun die Wirkung der Medien anbetraf, so zeigte sich zunächst bei Anwendung eines Giftes mit steigender Temperatur ein Anwachsen der schädlichen Wirkung desselben. Zwischen dem Einfluß eines indifferenten Mittels bei hoher Temperatur und der Temperatur allein war kein Unterschied bemerkbar. Eine recht ansehnliche Differenz zeigte sich zwischen den Wirkungen von Amylalkohol, Äthylalkohol und Chloroform bei 100° C. Amylalkohol rief nach kürzerem bis 1stündigem Einwirken noch keine Schädigung hervor. Es ergaben sich dieselben Resultate, die bei Anwendung von Paraffinöl oder einer Trockentemperatur von 100° C hervorgerufen wurden. Bei längerem Aufenthalte der Objekte in Amylalkohol von 100° C machte sich jedoch seine schädigende Wirkung bald geltend. Das Untersuchungsmaterial, das seinem Einfluß ausgesetzt war, blieb an Keimkraft bald hinter den Objekten zurück, auf die Paraffinöl und Trockentemperatur eingewirkt hatten. Dabei erreichte der Amylalkohol aber nie die schädliche Wirkung, die Chloroform und Äthylalkohol bei 100° C hervorriefen. Seine Wirkung kam derjenigen siedenden Äthylalkohols am nächsten. Chloroform und Äthylalkohol bewirkten bei gleicher Temperatur gleiche Schädigung der Untersuchungsobjekte. Sie wirkten so auf das Untersuchungsmaterial ein, daß zunächst im Verlauf einer Stunde ein größerer Prozentsatz der Objekte getötet wurde, woran sich dann bei länger werdender Einwirkungsdauer ein weiterer, langsamer, gleichmäßiger Rückgang der Keimkraft anschloß.

Ohne Zweifel beruht nach den angestellten Untersuchungen der kürzere oder längere Widerstand, den die Untersuchungsobjekte den Giften entgegensetzen, auf dem schnelleren oder langsameren Eindringen der giftigen Medien, und die große Giftresistenz mancher Organismen wird sich darauf zurückführen lassen, daß ihr lebender Zellinhalt gar nicht mit den Giftstoffen in Berührung kommt, da diese überhaupt nicht in den pflanzlichen Körper eindringen. Wenn der Protoplast wirklich die Fähigkeit besäße den giftigen Agentien widerstehen zu können, dann müßten z. B. geschälte Samen und Früchte ebenso resistent sein wie ungeschälte. Dies ist aber nach meinen Versuchen (vgl. p. 90 usw.) nicht der Fall. Daselbst hat sich gezeigt, daß man den Giftstoffen den Eintritt in die Untersuchungsobjekte durch Zerstörung der umgebenden Schalen und Membranen erleichtern kann, dadurch aber zugleich in Kürze den Tod der Organismen herbeiführt. Weiterhin deuten noch andere Erscheinungen darauf hin, daß die Resistenz der Objekte gegen die angewandten Agentien auf einem Nichteindringen derselben beruht. Bei Zimmertemperatur wirken die Medien fast gar

nicht oder doch wenigstens erst nach längerer Zeit schädigend ein, da sie nur langsam durch die Membranen und Schalen, aus denen sie zu diesem Zwecke sicher Stoffe herauslösen, hindurchdringen. Bei höherer Temperatur, bei der ja im allgemeinen die Löslichkeit größer ist, geht das Eindringen rascher vor sich. Wäre nun das Protoplasma in der Lage die Wirkung der Gifte ungeschädigt ertragen zu können, so dürften die Agentien bei höheren Temperaturen nicht viel schädigender wirken als diese Temperaturen allein. Da ich dies bei meinen Untersuchungen nicht konstatieren konnte, so mußte ich auch hieraus schließen, daß dem Protoplasten im Höchstfalle nur eine sehr geringe Giftresistenz zukommt.

Aus der größeren Löslichkeit der Stoffe bei höherer Temperatur läßt sich eventuell auch erklären, daß Senfsamen, die bei Zimmertemperatur resistenter als Kleesamen waren, bei höherer Temperatur an Widerstandskraft hinter diesen zurückblieben[1]). Es ist vielleicht möglich, daß die Samenschalen von Sinapis Stoffe enthalten, die bei höherer Temperatur rascher, bei Zimmertemperatur langsamer als die in den Schalen von Trifolium enthaltenen Stoffe weggelöst wurden, wodurch ein schnelleres oder langsameres Eindringen und damit ein früherer oder späterer Tod der Objekte hervorgerufen wurde.

Amylalkohol der außerdem vielfach giftiger als Äthylalkohol wirkt, da die Giftigkeit der Alkohole in der Regel mit steigendem Molekulargewicht zunimmt, wirkte bei meinen Versuchen weniger schädigend als Äthylalkohol. Es läßt sich dies Verhalten wahrscheinlich auf das langsamere Eindringen des Amylalkohols zurückführen, denn, wenn die beiden Medien gleichmäßig eindrängen und dem Protoplasten eine gewisse Resistenz gegen dieselben zukäme, dann müßte doch die Schädigung durch Amylalkohol größer sein als durch Äthylalkohol.

Ferner zeigen die Versuche mit Moospflänzchen, daß Nichteindringen Giftresistenz, Eindringen dagegen Tod bedeutet. Die Moose, die an und für sich gegen Amyl- und Äthylalkohol absolut nicht widerstandsfähig waren, erwiesen sich als resistent, wenn den beiden Medien durch unlösliche Imprägnationsmittel der Weg in das Zellinnere versperrt wurde.

Daß mit dem Eindringen der Medien nach einiger Zeit der Tod der Objekte eintritt, geht aus den Versuchen mit Helianthusfrüchten hervor, von denen nur diejenigen noch keimfähig waren, in welche die Agentien noch nicht eingedrungen, oder wo sie wenigstens noch nicht zum embryonalen Gewebe gelangt waren. Aus diesen Versuchen an

1) Vgl. 3. und 4. sowie 8. und 9. Versuchsreihe.

Helianthus ist ferner ersichtlich, daß der Tod der Objekte erst dann eintritt, wenn die Gifte bis zum embryonalen Gewebe vorgedrungen sind und dieses abgetötet haben, daß aber ein Eindringen der Medien in äußere Zellschichten noch nicht tödlich auf die übrigen Zellen und die Vegetationspunkte wirkt.

Die Keimverzögerung spricht dafür, daß das Untersuchungsmaterial durch den Aufenthalt in den Medien geschädigt ist. Die Objekte sind wahrscheinlich in einen besonderen Zustand versetzt und brauchen nun längere Zeit, um in den für die Auskeimung nötigen, normalen Stand zurückzukommen. Es ist leicht denkbar, daß die Agentien in geringen Mengen in die Untersuchungsobjekte eingedrungen sind, und daher nicht tödlich, sondern nur schwächend oder vielleicht narkotisierend gewirkt haben. Das Protoplasma braucht dann längere Zeit, um sich erholen und seine Lebensfunktionen wieder aufnehmen zu können. Auf diese Weise kommt die Keimverzögerung zustande. Diese Ansicht wurde bereits von Hansen[1]) bei seinen Untersuchungen über Einwirkungen von Äthylalkohol auf Bacterium Pasteurianum ausgesprochen.

Das Auftreten krankhafter Erscheinungen beim Auskeimen läßt sich eventuell darauf zurückführen, daß die Agentien einen großen Teil Reservestoffe aus den Objekten herausgelöst haben und nun nicht mehr genügend Nährstoffe vorhanden sind, um ein normales Auskeimen herbeizuführen. Anderseits kann man auch annehmen, daß die Medien nur gewisse Stoffe weggelöst haben, die aber zu einem normalen Auskeimen unbedingt nötig sind. Es ist aber auch möglich, daß das Herauslösen von Stoffen überhaupt nicht den Anlaß zu dem annormalen Auskeinen gibt, sondern letzteres einfach durch Störungen, welche die Gifte im Protoplasten hervorrufen, bewirkt wird.

Wenn auch das krankkafte Auskeimen mancher Objekte event. durch das Herauslösen von Reservestoffen zu erklären sein wird, so ist damit noch nicht gesagt, daß eine weitergehende Schädigung und im besonderen der eintretende Tod auch eine Folge des Verlustes an Reservematerial ist. Im Gegenteil hat sich nach meinen Untersuchungen ergeben (vgl. p. 94—98), daß ein Herauslösen von Reservestoffen den Tod der Objekte nicht bedingt. Derselbe tritt auch ein, wenn das Herauslösen unmöglich gemacht ist. Er wird durch das eindringende Agens hervorgerufen. Auf welche Weise aber der Tod durch die Medien herbeigeführt wird, wie diese auf den lebenden Zellinhalt wirken, ob sie

1) Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk., I. Abt., 1907, Bd. XLV, Orig., pag. 474.

Veränderungen irgend welcher Art im Protoplasten hervorrufen oder gewisse Stoffe aus diesem herauslösen, muß dahingestellt bleiben.

Bereits Kurzwelly[1]) hatte bei seinen Untersuchungen konstatieren können, daß die Dauerformen gegen die verschiedensten Giftstoffe weitaus widerstandsfähiger waren als Vegetativzustände[2]), eine Beobachtung, die auch durch meine Versuche bestätigt wurde.

Eine Ausnahme hiervon bildete bei den Untersuchungen Kurzwellys[3]) die Hefe, deren exsiccatortrockene, vegetative Teile den giftigen Medien äußerst lange Zeit ungeschädigt standhielten. Diese Resultate bestätigten die Beobachtungen Claude Bernards[4]), der exsiccatortrockene Hefe $1^1/_2$ Jahr lang in absolutem Alkohol keimfähig erhalten hatte.

Die eben erwähnten Ergebnisse stehen in Gegensatz zu den Erfahrungen, die Hansen[5]) bei Versuchen über Einwirkung von Äthylalkohol auf Hefen machte. Er konnte in keinem Fall eine derartige Resistenz dieser Organismen konstatieren. Auch die von mir verwandte Hefe zeigte uur eine sehr geringe Widerstandskraft gegenüber absolutem Alkohol (vgl. p. 106).

Hansen wies bei seinen Untersuchungen darauf hin, daß das Nährsubstrat, auf dem die Hefen gezogen würden, von gewisser Bedeutung für die Resistenz derselben gegen Alkohol sei. Er kultivierte seine Hefen einerseits auf Nähragar und Nährgelatine, anderseits in Nährlösung. Es zeigte sich dann, daß die aus der Nährlösung stammenden Hefen in Kürze durch den Alkohol abgetötet wurden, während die auf Gelatine und Agar[6]) gewachsenen Individuen eine gewisse Resistenz gegenüber absolutem Alkohol aufwiesen. Dasselbe konnte auch ich konstatieren (vgl. 16. Versuchsreihe, p. 106). Die beim Wachstum auf festem Nährboden außerordentlich reichen Schleimabsonderungen bilden beim Trocknen der Hefen sicher schwer durchlässige Hüllen, die außerdem durch abgestorbene Hefezellen und Gelatine- oder Agarpartikelchen verstärkt werden und so dem Alkohol den Zugang erschweren, während

---

1) Kurzwelly, Jahrb. f. wissensch. Bot., 1903, Bd. XXXVIII, pag. 322.

2) Vgl. die Unters. von Pasteur, Koch, Krönig und Paul, Epstein, Minervini usw. bei Kurzwelly, Jahrb. f. wissensch. Bot., 1903, Bd. XXXVIII, pag. 293, 294.

3) Kurzwelly, Jahrb. f. wissensch. Bot., 1903, Bd. XXXVIII, pag. 326—327.

4) Claude Bernard, Leçons sur la phénom. de la vie, 1878, T. I, pag. 95.

5) Hansen, Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk., I. Abt., Bd. XLV, Originale, 1907, pag. 475—480.

6) Kurzwelly benutzte auf Agar-Agar gezogene Hefen. Jahrb. f. wissensch. Bot., 1903, Bd. XXXVIII, pag. 304.

die in Nährlösung gezogenen Individuen diesem Medium sofort preisgegeben sind. Die Resistenz dieser Organismen gegenüber Alkohol beruht wahrscheinlich auch nur auf einem Nichteindringen dieses Mediums und dauert nur solange an, als dasselbe noch nicht zum lebenden Inhalt der Zellen vorgedrungen ist.

Nach den Untersuchungen Hansens kommt bei der Beurteilung der Widerstandskraft von Hefen und anderen Mikroorganismen nicht nur das Nährsubstrat, sondern auch die Methodik, die bei der Untersuchung des Einflusses von Alkohol auf die erwähnten Objekte angewendet wird, in Betracht.

Während früher die Mikroorganismen für derartige Versuche in der Regel durch Eintauchen von Seidenfäden aus den Nährlösungen geerntet wurden, wandte Hansen neben dieser Methode noch eine andere an. Er tauchte Platindrähte in die Nährlösung ein, brachte sie dann in leere, sterile Freudenreichsche Kölbchen und erzielte durch öfteres Schütteln, daß die Untersuchungsobjekte in ganz dünner Schicht an den Wänden des Gefäßes und am Platindraht angelegt wurden. Beim Abernten mittels Seidenfäden war dies nicht zu erreichen. Dieselben sogen sich beim Eintauchen in die Nährlösung voll und die Untersuchungsobjekte bildeten dicke Schichten an den Fäden.

Die Versuche Hansens erstreckten sich auf Bakterium coli und Bakterium Pasteurianum. Die an Seidenfäden geernteten Organismen hielten der Einwirkung von Alkohol 1 Minute stand, die auf die andere Methode geernteten Objekte wurden durch diese Behandlung abgetötet. Hansen führt diese Ergebnisse darauf zurück, daß durch das Ausbreiten des Untersuchungsmaterials in dünnen Schichten jede einzelne Zelle der Einwirkung des Alkohols zugänglich gemacht und so in Kürze abgetötet wird, während bei dicken Zellschichten der Alkohol nur langsam durch diese hindurchdringen kann und im Innern der Schichten liegende Zellen lange Zeit gar nicht mit ihm in Berührung kommen, und so am Leben bleiben.

Auf dieselbe Art und Weise führte Hansen noch weitere Versuche mit einem Bakterium coli aus, das stark schleimbildend wuchs. Bei diesen Untersuchungen zeigte nicht nur das Seidenfadenmaterial, sondern auch die mittels Platindraht geernteten Objekte nach der Behandlung mit Alkohol noch Leben. Dieses Resultat erklärt Hansen durch die Schleimbildung des Bakterium coli. Dasselbe umgibt seine Zellen mit einer Schleimhülle, welche dieselben vor dem Eindringen des Alkohols beschirmt. Derartige Schleimbildungen wurden von

Hansen[1]) und später von Will[2]) auch an Hefen konstatiert und Kurzwelly[3]) ist geneigt, diesen Bildungen die eminente Resistenz seiner Untersuchungsobjekte zuzuschreiben, eine Ansicht, der Hansen[4]) völlig beistimmt.

Aus all diesen Versuchen geht ebenso wie aus den von mir angestellten Untersuchungen mit Sicherheit hervor, daß bei Samen, Früchten, Moospflänzchen und Mikroorganismen in bezug auf die Einwirkung von Alkohol, Chloroform und ähnlichen Giften gleiche Verhältnisse herrschen, daß die Objekte sich in den giftigen Medien nur solange lebensfähig erhalten können, als diese nicht in sie eindringen. Eine so weitgehende Resistenz des Protoplasten ist dieser Annahme gegenüber weit weniger wahrscheinlich. Man kann daher auch eigentlich gar nicht von einer Alkoholresistenz, von einer Ätherresistenz usw. des Plasmas sprechen, da dasselbe überhaupt nicht mit den Medien in Berührung kommt. Man kann höchstens sagen, daß sich Schalen, Membranen, Schleimschichten usw., die irgend einen Organismus umgeben, gegenüber gewissen Giften durch hervorragende Impermeabilität auszeichnen und auf diese Weise die Giftresistenz des Objektes bedingen.

Die Unterschiede in der Widerstandsfähigkeit eines Organismus gegen ein bestimmtes Gift, wie sie sich zwischen den Versuchen Claude Bernard's, Kurzwelly's, Hansen's und meinen Untersuchungen an Hefe ergaben, sind sicherlich nicht allein auf die verschiedenartige Methodik, auf verschiedene Nährböden usw. zurückzuführen. Es ist wohl vielmehr anzunehmen, daß sich innerhalb derselben Art ganz erhebliche Schwankungen in der Resistenz geltend machen können. Vielleicht bilden die einen undurchlässigere Membranen aus oder sondern dichtere Schleimschichten ab und sind daher widerstandsfähiger als die anderen.

Diese Erscheinungen treten aber nicht nur bei Untersuchungen mit Hefe ein, sondern finden sich wohl bei allen Organismen.

---

1) Hansen, Medd. fra Carlsberg Laborat., Bd. II, Rés. 126, Les voiles chez le genre Saccharomyces.

2) Will, Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk., II. Abt., Bd. IV, pag. 130, 201.

3) Kurzwelly, Jahrb. f. wissensch. Bot., 1903, Bd. XXXVIII, p. 299; vgl. auch Klöcker, Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk., II. Abt., Bd. XIV, pag. 753.

4) Unter anderem führt Hansen aus, daß die Widerstandskraft der Hefen durch Auswaschen des Schleimes sinkt, s. Centralbl. f. Bakt. u. Parasitenk., I. Abt., 1907, Originale, pag. 475—480.

So hatte z. B. Zehl[1]) bei seinen Versuchen verschiedene Kulturen von Penicillium glaucum und Aspergillus niger, die morphologisch übereinstimmten, physiologisch sich aber ganz abweichend verhielten. Die einen zeigten Cadmium und Kupfersulfat gegenüber ganz gleiches Verhalten, während die anderen der Einwirkung von Cadmiumsulfat nicht widerstehen konnten. Bei seinen Untersuchungen riefen ferner die sich chemisch nahestehenden Metallsalze von Kobalt- und Nickelsulfat gleiche Giftwirkungen hervor, ein Resultat, welches sich bei den Versuchen Pulst's[2]) nicht einstellte. Auch dies deutet darauf hin, daß sich die einzelnen Schimmelpilzrassen, wenn sie auch morphologisch gleich sind, doch durch verschiedenes physiologisches Verhalten auszeichnen.

Ein anderes Beispiel hierfür liefern Sporen von Aspergillus niger, die sich bei Kurzwellys[3]) und meinen Untersuchungen[4]) gegen siedenden Äthylalkohol ganz gleich verhielten, bei Einwirkung einer Trockentemperatur von 100° C aber die weitgehendsten Unterschiede in ihrer Widerstandskraft zeigten.

Zum Schlusse sei noch bemerkt, daß man schon aus dem Widerstande, den die Objekte den Giften bei Zimmertemperatur entgegensetzen, einen Schluß auf die Resistenz gegen dieselben Medien bei höheren Temperaturen ziehen kann[5]). Organismen, die bei Zimmertemperatur schon wenig resistent sind, sterben bei höherer Temperatur rasch in den Giften ab, andere, die bei Zimmertemperatur lange ungeschädigt in den Medien verweilen können, setzen ihnen gewöhnlich auch bei höherer Temperatur erheblichen Widerstand entgegen.

Der experimentelle Teil der vorliegenden Arbeit wurde im botanischen Institut zu Leipzig ausgeführt. Es sei mir auch an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Geheimrat Prof. Dr. Pfeffer für die mir jederzeit in reichstem Maße zuteil gewordene Anregung und Unterstützung meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Ebenso fühle ich mich Herrn Prof Dr. Miehe gegenüber zu großem Dank verpflichtet.

---

1) Zehl, Zeitschr. f. allgem. Physiol., 1908, Bd. VIII, pag. 140—190.
2) Pulst, Jahrb. f. wissensch. Bot., 1902, Bd. XXXVII, pag. 205—263.
3) Kurzwelly, Jahrb. f. wissensch. Bot., 1903, Bd. XXXVIII, pag. 37.
4) pag. 104.
5) Vgl. Kurzwelly's Arbeit (Jahrb. f. wissensch. Bot., 1903, Bd. XXXVIII, pag. 291—341) mit der vorliegenden Arbeit.

Beiträge zur Morphologie der Keimung von Salvinia natans.

Von **W. Arnoldi.**

(Aus dem Botanischen Institute der Universität Charkow.)

(Mit 47 Abbildungen im Text.)

Pringsheim's Beobachtungen an Salvinia natans und ihrer Entwicklungsgeschichte ergaben als Resultat ein allgemeines Bild der Keimung von Makro- und Mikrosporen und der Embryoentwicklung bei diesem Vertreter der heterosporen Farne. Diese Arbeit diente nun als Ausgangspunkt für eine ganze Reihe nächstfolgender Beobachtungen, sowie für ältere, also auch für neuere Gelehrte, welche moderne Versuchsmethoden anwandten. Die Arbeiten Campbell's, hauptsächlich aber Belajeff's, verbesserten bedeutend die Vorstellungen Pringsheim's, insofern sie die Keimung der Mikrosporen und die Entwicklung aus ihnen männlicher Prothallien anbelangten. Jene Gelehrten konnten nicht nur Schritt für Schritt den Vorgang der Mikrosporenkeimung verfolgen, es gelang ihnen auch morphologisch richtig das reduzierte männliche Prothallium aufzufassen. Die Entstehung der Antherozoiden und die histologische Veränderung der spermatogenen Zellen lagen außerhalb der Aufgabe der beiden Botaniker.

Die Makrosporenkeimung und das spätere Schicksal der weiblichen Prothallien war weit weniger eingehend behandelt als die Keimung der Mikrosporen. Nach Pringsheim wurden zwar Untersuchungen an der Makrosporenkeimung vorgenommen, sie führten jedoch zu keinem endgültigen Resultate und Campbell ist deshalb berechtigt auf der 398. Seite der zweiten Auflage seiner „Mosses and Ferns“ so sich zu äußern: „... but none of these observers (Pringsheim, Prantl, Arcangeli) were able to follow accurately the earliest divisions in the germinating macrospores“.

Da ich die Möglichkeit hatte frisches Material von Salvinia natans aus dem Donetzfluß bei Tschuguew, nicht weit von Charkow, zu beziehen, so beschloß ich den Vorgang der Keimung von beiderlei Sporen noch einmal zu durchforschen, um den dunklen Seiten desselben besondere Aufmerksamkeit zu schenken. Auch interessierte mich in den Beziehungen zwischen Makrospore, Prothallium und Embryo ins Reine zu kommen. Dementsprechende Versuche gaben einige Aufklärung, obgleich die Prothallien sich als ziemlich konstante Bildungen erwiesen und nur nach vieler Mühe sich dem Experimente fügten.

Mit großer Anerkennung erwähne ich hier meines Schülers, des Studenten N. A. Fedtschenko, welcher eine Reihe von den hierzu beigelegten Zeichnungen ausführte und bei dem Experimentieren behilflich war[1]).

I. Keimung der Mikrosporen.

Beobachtungen an keimenden Mikrosporen stimmen vollkommen mit Belajeff's Angaben. Deshalb erörtere ich nur noch einige histologische Details.

Die noch ungeteilte Mikrospore, die in der Fig. 1 abgebildet ist, ist durch ein an Öl reiches Protoplasma ausgezeichnet und einen die Mitte der Zelle einnehmenden Kern. Im Kern sind 1—2 Nukleoli zu

Fig. 1—4. Schnitt durch die Mikrospore vor ihrer Keimung. Vergr. 1500. — Fig. 2. Der Kern vor der Teilung; es sind die Chromosomen zu sehen. — Fig. 3. Bildung der Tochterkerne. — Fig. 4. Zweite Teilung der Mikrospore.

sehen, ein Chromatinnetz ist nicht bemerkbar. Der Durchmesser des Kerns schwankt in engen Grenzen und beträgt im allgemeinen 8 μ. Wenn sich der Zellkern zur Teilung anschickt, so bilden sich allmählich 4 Chromosomen aus, welche sich der Länge nach teilend 4 + 4 Tochterchromosomen geben, und zum Aufbau von 2 neuen Kernen mit je 4 Chromosomen dienen.

Die Zeichnungen 2 und 3 zeigen diese Phasen der Tochterkernbildung und zu gleicher Zeit die erste Teilung der Mikrospore. Jede Chromosome zeigt dabei eine Länge von 8 μ, bei 1 μ Breite. Der Abstand zwischen den Polen der Tochterzellen (Fig. 3) ist 9—10 μ

1) Die Abbildungen sind von Präparaten abgezeichnet, welche mittels Flemming's oder Kaiser's Lösung fixiert waren. Als Färbemittel diente Heidenhain's Eisenhämatoxylin oder das dreifache Flemming'sche.

gleich; die Zellplatte wird 4,5—5 μ weit von jedem Pole angelegt. Dieser ersten Teilung folgt eine zweite, welche zu einer Spaltung der Mikrospore in 3 Zellen führt. Entweder geht diese Teilung in einer Fläche vor sich, die jener der ersten Teilung parallel steht, die Spore in 3 aufeinander stehende Zellen scheidend, wie aus der Fig. 1 der Belajeff'schen und aus Fig. 5 der vorliegenden Arbeit ersichtlich ist; oder auch nimmt die Kernspindel eine gegen die erste Scheidewand senkrecht verlaufende Fläche ein; diesen Fall habe ich einmal beobachtet (Zeichnung 4). Bei der zweiten Teilung tritt natürlich dieselbe Chromosomenzahl auf, wie aus der beigelegten Zeichnung zu sehen ist, auch ist ihre Länge gleichfalls gleich 8 μ und der Durchmesser gleich 1 μ. Bei den nächstfolgenden Teilungen treten ungleiche Kerne auf.

5 6 7

Fig. 5. Die zweite Teilung der Mikrospore. Die Spore in drei übereinanderstehende Zellen zerfallen. Vergr. 1000.

Fig. 6—7. Vergr. 1500. Fig. 6. Bildung der Antheridien-Mutterzellen. — Fig. 7 Die Antheridien bilden Deckzellen.

Einige von ihnen behaupten hartnäckig die frühere Größe, nämlich 8 μ im Durchmesser, die übrigen aber werden bedeutend kleiner. Die großen Kerne werden nur von den generativen Zellen beibehalten, die kleineren kommen für die vegetativen, Scheitel- und Antheridium-Wandzellen, sowie für die mittlere sterile Zelle in Betracht (*B*, *K*, *Krn II*, siehe Belajeff's Arbeit Taf. I, Fig. 6 und 7). Fig. 6 der vorliegenden Arbeit entspricht dem in Fig. 3 des Belajeff'schen Werks abgebildeten Stadium.

Den unteren Teil der Zeichnung nimmt die große untere sterile Zelle mit großem Kern ein, ihr liegt unmittelbar die generative Zelle an, deren Kern sich im Spiremstadium befindet; als Resultat der Teilung geht die Antheridiumdeckzelle, sowie spermatogene Zelle hervor. Höher befindet sich die mittlere sterile Zelle, über welche das zweite

Antheridium mit seiner Deckzelle liegt; den obersten Teil der Mikrospore nimmt die Scheitelzelle ein. Dies Präparat zeigt deutlich die Ungleichheit der Zellkerne in den verschiedenen Zellen. Fig. 7, die einen ferneren Schritt in der Keimung der Mikrosporen abbildet, zeigt, daß auch der Zellkern der unteren vegetativen Zelle den generativen Kernen in Größe nachsteht. Jede generative Zelle des Antheridiums teilt sich bald nach Abteilung der Deckzelle in zwei Zellen, wie aus Fig. 8 zu sehen ist. Auch in diesem Falle bleibt die Größe der Chromosomen gleich 8×1 μ. Von Zentrosomen ist auf diesem Stadium noch keine Spur zu finden. In einem Falle, wie Fig. 9, ist z. B. die beste Gelegenheit gegeben ein Zentrosom zu beobachten, doch ist ein solches nicht vorhanden. Nach der ersten Teilung der generativen Zelle findet deren zweite Teilung in vier Zellen statt. Noch vor der Kernteilung kann man zu beiden Seiten des Kerns je ein Zentrosom

Fig. 8—12. Fig. 8. Der Kern der Antheridium-Mutterzelle teilt sich. — Fig. 9. Der Kern der spermagenen Zelle teilt sich. — Fig. 10. Spermazyten zweiter Ordnung mit zwei Zentrosomen. — Fig. 11. Teilung des primären Spermazyten. — Fig. 12. Spermazyt. Vergr. 1500.

erblicken, welchen Fall Fig. 10 illustriert. Diese Figur entspricht den Fig. 4 und 7 von Belajeff (II), Fig. 7—11 von Shaw, Fig. 14 von Jamanouchi und Fig. 79 von Campbell (II). Shaw nennt diese Zellen Spermatocyten zweiter Ordnung, Belajeff (II) Spermatozoiden-Urmutterzelle, Campbell legt ihnen keine besondere Benennung bei, und spricht einfach von „spermagenetic cell, before the final division". Das Hauptinteresse dieses Stadiums besteht im Erscheinen der Zentrosomen oder künftigen Blepharoplasten, deren Ursprung noch immer unklar bleibt. Nur in der Arbeit Ikeno's (I) über die Spermatogenesis bei Marchantia findet man positive Angaben über die Entstehung der Zentrosomen aus den Kernen der spermagenen Zellen (Fig. 1—3 der Arbeit Ikeno's). Übrigens bestreitet Escoyez (I), der neueste Forscher der Blepharoplastenbildung, die Ansicht Ikeno's. Andere Autoren fangen in ihren Beobachtungen mit dem Stadium an, welches in meiner Zeichnung abgebildet ist.

Diese Spermatide zweiter Ordnung teilt sich in zwei Zellen, wie das in Fig. 11 abgebildet ist. Nach der Teilung bekommt man vier Zellen zu sehen, welche man mit Shaw als Spermatiden bezeichnen kann. Jede von ihnen führt ein Zentrosom, welches später sich in den Blepharoplast verwandelt; in Fig. 12 ist so ein Spermatide gleich nach seiner Entstehung zu sehen. Das darauf folgende Schicksal des Spermatiden besteht in seiner Verwandlung in den Körper des Spermatozoiden. Sein Blepharoplast fängt an sich zu verlängern, verschiedene Lagen gegenüber dem Zellkern einnehmend. Die Fig. 13 und 14 stellen die ersten Stadien der Verwandlung des Blepharoplast dar, Fig. 15—17 zeigen die späteren Änderungen des Spermatiden. Fig. 18 und 19 zeigen den Spermatiden von einer anderen Seite, nämlich den

Fig. 13—21. Vergr. 1500. Verwandlung des Spermatiden in den Körper des Antherozoiden. — Fig. 13. Der Blepharoplast, sich etwas verlängernd. — Fig. 14. Die Verlängerung des Blepharoplast geht weiter vor. — Fig. 15—17. Die Kerne verlieren ihre Nukleoli und erscheinen einförmig gebaut. Die Blepharoplasten stark verlängert. — Fig. 18—19. Spermatiden, von hinten gesehen. — Fig. 20. Entwicklung des Körpers des Antherozoiden. Man sieht zahlreiche Cilien, die vom Blepharoplast abgehen. In den Zellen Stärkekörner.

Hinterteil des in die Länge gestreckten Kerns. In den Abbildungen 20 und 21 endlich sieht man den ersten Spermatozoiden, von dessen vorderen Teil zahlreiche Cilien auswachsen, welche an dem den Vorderteil des Spermatozoiden einnehmenden Blepharoplast angeheftet sind. Der Kern steht etwas abseits von dem Vorderrand des Antherozoiden. Fig. 22 stellt einen frei im Wasser herumschwärmenden Antherozoiden dar, nach Behandlung mit Osmiumsäure und Färbung mit Methylgrün + Fuchsin nach den Angaben von Belajeff. Man sieht, wie auffallend lang im Verhältnis zur Körpergröße die Cilien dieses Antherozoiden sind. Eine gewisse Ähnlichkeit hat damit der Antherozoid von Nephrodium, der in Fig. 33 der Arbeit von Jamanouchi abgebildet ist. Die Spermatiden von Salvinia, wie aus den beigelegten Zeichnungen ersichtlich ist, sind durch den Reichtum von großen Stärkekörnern ausgezeichnet. Während der Herausbildung des Antherozoiden sammeln sich die Stärkekörner in einem protoplasmatischen Bläschen an, welches

am Hinterteil des Antherozoiden hängt. Der Antherozoid entschlüpft aus dem Antheridium in Form eines spiralen Fadens. In solchem Zustande schwimmt er im Wasser herum. Unter dem Einflusse der Fixierung, während des Schwärmens zuweilen und während der Befruchtung stets, verliert der Antherozoid das Bläschen, und dann verändert sich gewöhnlich die Form seines Körpers: die gekrümmte Spirale wird zu einer ausgebreiteten, wie in der Fig. 22 wiedergegeben ist.

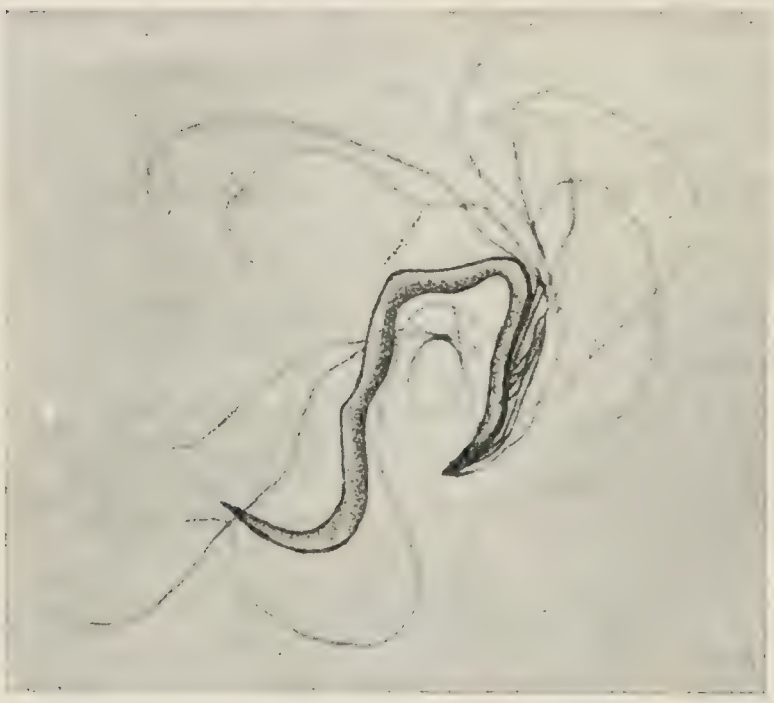


Fig. 22. Antherozoid in Wasser, durch OsO_4 getötet und mit Methylgrün + Fuchsin gefärbt. Vergr. 1500.

Fig. 22 zeigt, daß der Kern der Bauchseite des Antherozoiden anliegt, während die Rückseite in einen Kamm mündet, dessen Vorderteil vom Blepharoplast mit den Cilien eingenommen wird. Im Hinterteil gelingt es einen Teil des Protoplastes, der frei vom Zellkern ist, gewahr zu werden. Um diese Antherozoidentwicklung zu schließen, muß ich noch auf einen Punkt aufmerksam machen, den ich nicht vermochte klar zu stellen. Ich konnte nämlich nichts von dem, was Ikeno bei Marchantia als Nebenkörper bezeichnet, finden; eine ähnliche Bildung beschrieb auch Bolleter (I) bei Fegatella conica (Fig. 20 der Taf. XII, siehe das.); auch Jamanouchi hatte es mit einem solchen „Nebenkörper“ zu tun. Keiner der Autoren wußte diesen Nebenkörper zu deuten.

Indem ich meine Angaben mit denen anderer Autoren vergleiche, werde ich zu dem Schlusse gedrängt, daß kein zureichender Grund vorliegt den Blepharoplast mit dem Zentrosom zu identifizieren. Der Blepharoplast ist ja ein ausgesprochenes funktionierendes Organ, das man bei vielen Pflanzen vorfindet, im allgemeinen überall dort, wo Cilien da sind. Eine neuere Beobachtung von Davis an Derbesia und ihren Zoosporen wiesen auch bei dieser Meeresalge einen unzweifelhaften Blepharoplast nach. Was das Zentrosom anbelangt, so ist das Vorhandensein desselben bei den Gefäßkryptogamen und Blütenpflanzen noch nicht konstatiert worden und darum scheint mir die Identifizierung

des bekannten Organs mit dem noch problematischen Zentrosom gewagt. Ich glaube, der Blepharoplast sei ein Organ sui generis, das vielleicht dann besser erklärt wird, wenn wir sorgfältige Kenntnisse über die verschiedenen Bewegungsorgane im Pflanzenreich besitzen.

II. Keimung der Makrospore und Entwicklung des weiblichen Prothalliums.

Über die ersten Stadien der Makrosporenkeimung gibt es in der botanischen Literatur fast gar keine klare Angaben, außer der konfusen Beschreibung Prantl's, welche vollkommen erklärlich ist, wenn man sich erinnert, daß zu jener Zeit die Mikrotomtechnik in die botanische Praxis noch nicht eingeführt war. Die Makrospore ist bekanntlich eine große Zelle. Sie schwimmt im Wasser in einem Panzer, der aus der Sporangiumwand und drei der Zelle selbst angehörenden Hüllen besteht: dem schaumigen Episporium, dem dicken Exosporium und dem zarten Endosporium. Das schwarz gefärbte Exosporium läßt von dem Innern gar nichts sehen. Im oberen Teile der Spore, wo das Episporium durch eine dünne Spalte durchbrochen wird, sammelt sich ein dicht mit kleinen Stärkekörnern angefülltes Plasma an. In der Mitte der Spore befindet sich der Kern mit einem Durchmesser von 20 μ, in dessen Innern man viele kleinere Körner und ein dünnes Chromatinnetz erblickt. Der übrige Teil der Spore ist durch Proteïnanhäufungen und kleine Stärkekörner besetzt. Fig. 23 stellt einen Schnitt durch solch eine Spore dar. Es ist die allbekannte, in mehrere Lehrbücher aufgenommene Zeichnung Strasburger's; nur die kleinen Stärkekörner fehlen bei Strasburger's Abbildung. Fig. 24

Fig. 23. Schnitt durch eine Makrospore. *a* Wände des Makrosporangiums; *b* Episporium; *c* Exosporium; *d* Endosporium; *e* Proteïnmassen; *f* Stärkekörner.

stellt bei stärkerer Vergrößerung den Vorderteil des Sporenprotoplasmas dar, in dem außer dem Kern noch größere und kleinere Stärkekörner zu sehen sind. Der Kern der Spore verdoppelt sich durch Teilung, doch ist eine Zellwand zwischen den Tochterkernen nicht zu bemerken. In

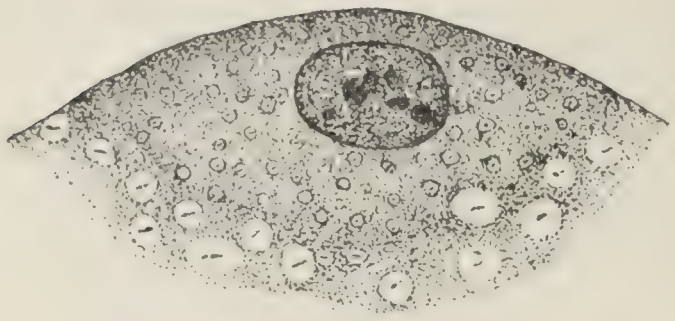


Fig. 24. Der obere Teil des Protoplastes der Makrospore. Kern und Stärkekörner. Vergr. 1000.

Fig. 25—27. Bildung des Gewebes des weiblichen Prothalliums.

Fig. 25 haben wir eine zweikernige Spore. Danach vermehrt sich die Zahl der Kerne und dann haben wir das Stadium von Fig. 26: drei kleinere in Zellen zerfallene Spore, die nichts anderes als die ersten Zellen des Prothalliums darstellen, und eine vierte größere Zelle, welche den ganzen übrigen Teil der Spore einnimmt. Fig. 27 ist ein weiteres Stadium und zeigt den allmählichen Aufbau des Prothalliums.

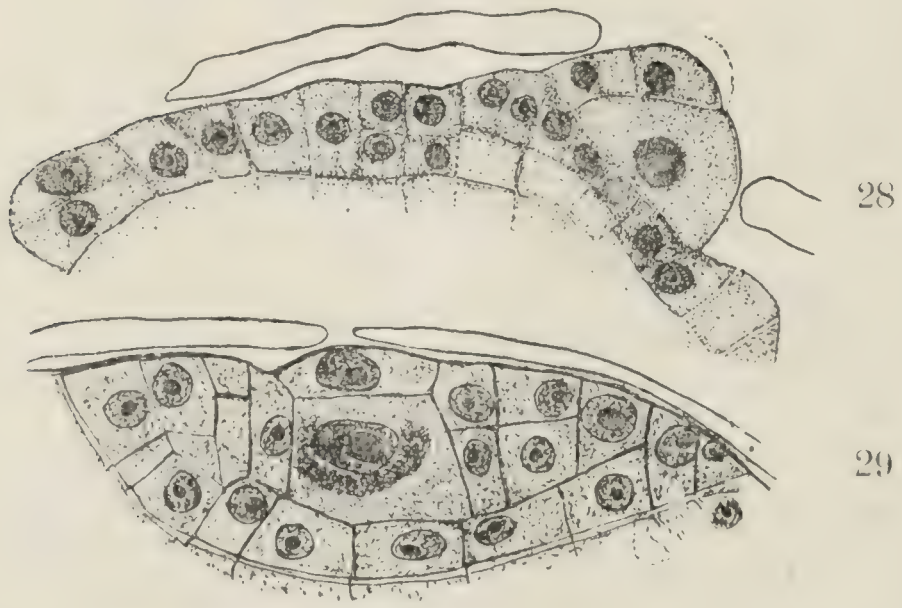


Fig. 28 u. 29. Weitere Ausbildung des Prothalliumgewebes. Die Mutterzelle des Archegoniums ist besonders bemerkbar. Vergr. 500.

Dieser Prozeß ist sehr ähnlich dem, was ich und andere Forscher an dem weiblichen Prothallium von Selaginella und Isoëtes sahen.

Schon auf diesem früheren Stadium zeichnet sich die mittlere Prothalliumzelle, die künftige Mutterzelle des ersten Archegoniums unter den andern Zellen, durch besondere Größe aus. Dieser Umstand

ist nicht ohne weitere Bedeutung. Er wirft einiges Licht auf den Charakter des Prothalliums eines anderen heterosporen Farn-Marsilia, dessen vegetatives Gewebe erst nach vorhergehender Befruchtung entsteht. Die darauf folgende Entwicklung des Prothalliums besteht im allmählichen Wachstume und Zellteilung, sowie der Bildung des ersten

Fig. 30. Schnitt durch die Makrospore mit Prothallium und Kernen im Hohlraum der Makrospore.

Fig. 31. Junges Prothallium mit zwei Embryos.

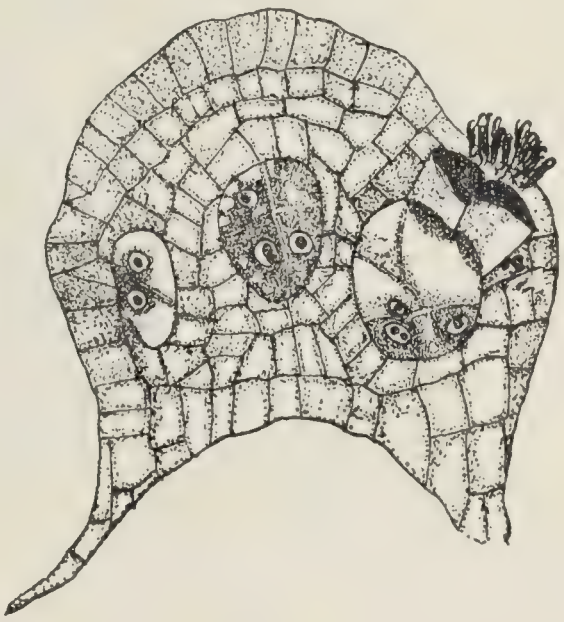


Fig. 32. Junges Prothallium mit drei Embryos.

Archegoniums, welches in diesem Prothallium eine zentrale Lage einnimmt. Fig. 28 zeigt ein Prothallium, dessen Zellgewebe stellenweise zweischichtig, stellenweise auch einschichtig ist; die Archegoniummutterzelle hat ihren Hals noch nicht gebildet. Fig. 29 gibt ein etwas späteres Stadium wieder, nachdem das Prothallium mehrschichtig geworden ist und von der Archegoniummutterzelle eine Halszelle abgeschnitten ist. Darauf, auf Grund von Zunahme des Wachstums und der Vermehrung des Zellkomplexes, bricht die Sporenmembran und das

Prothallium kommt durch die geborstene Wand zum Vorschein. Diese Stadien sieht man in Fig. 30—32. In der Fig. 30 erkennt man den Hohlraum der Spore, der durch Stärkekörner und Proteïnkörper besetzt ist (letztere sind nicht abgebildet worden) und in dem man deutlich einige Kerne unterscheiden kann; zwei von ihnen sind schon tief hinab zum Grunde der Spore gestiegen.

Während des nächstfolgenden Wachstums des Prothalliums beginnt nach und nach der Unterschied zwischen seinen Seiten hervorzutreten. Diesen Unterschied kannte schon Pringsheim (s. daselbst Taf. XXXI, Fig. 1, Taf. XXIX, Fig. 8); aber besondere Aufmerksamkeit schenkte

33 34

Fig. 33. Prothallium, von oben gesehen.. In der Mitte der Embryo. Nur ein Archegonium ausgebildet. Das sterile Drittel sticht vom meristem. Rand ab.
Fig. 34. Längsschnitt durch das Prothallium. Unterschied zwischen den Prothallium- und Embryozellen.

er dieser Erscheinung nicht. Etwas umständlicher behandelt das Salvinia ♀ Prothallium Prantl in einer kleinen, aber sehr inhaltsvollen Schrift (ohne Abbildungen). Prantl nennt eine Seite des Prothalliums „sterile Seite", sie bedingt die Prothalliumseiten; man erkennt eine Vorderseite und zwei Flügel. Diese Verhältnisse sind in Fig. 33 zu überblicken, welche Zeichnung das Prothallium von oben gesehen wiedergibt. Der hintere Teil trägt niemals Archegonien, seine Zellen verlieren sehr bald ihren meristematischen Charakter und erreichen beträchtliche Größe (Fig. 33). Fig. 34 zeigt auf einem Längsschnitt dieselbe Verschiedenheit im Aufbau des Prothalliums — das sterile Drittel, das die rechte Hälfte der Zeichnung einnimmt, besteht aus großen Zellen mit wenig Protoplasma, dagegen ist der vordere Teil des Prothalliums aus kleinen Zellen mit dichtem Prothoplasma aufgebaut. Denselben meristematischen Charakter zeigt der vordere Teil der in

Fig. 33 abgebildet ist. Ein ähnliches Bild zeigen die Zeichnungen Bauke's, die in Goebel's Organographie aufgenommen sind. Bei folgendem Wachstum entwickelt das Meristema der Vorderseite und der beiden Seiten flügelartige Vorsprünge, welche längs der Makrosporenmembran herunterlaufen.

Einstweilen wollen wir die Frage über den Zusammenhang zwischen der Form des Prothalliums und den äußeren Bedingungen nicht berühren, wir gehen lieber zur Beschreibung des Baues und der Verteilung der Archegonien über. Schon früher wurde darauf aufmerksam gemacht, wie früh das erste Archegonium angelegt wird, das eine zentrale Lage einnimmt. Fig. 28 zeigt das erste Entwicklungsstadium, die Zelle,

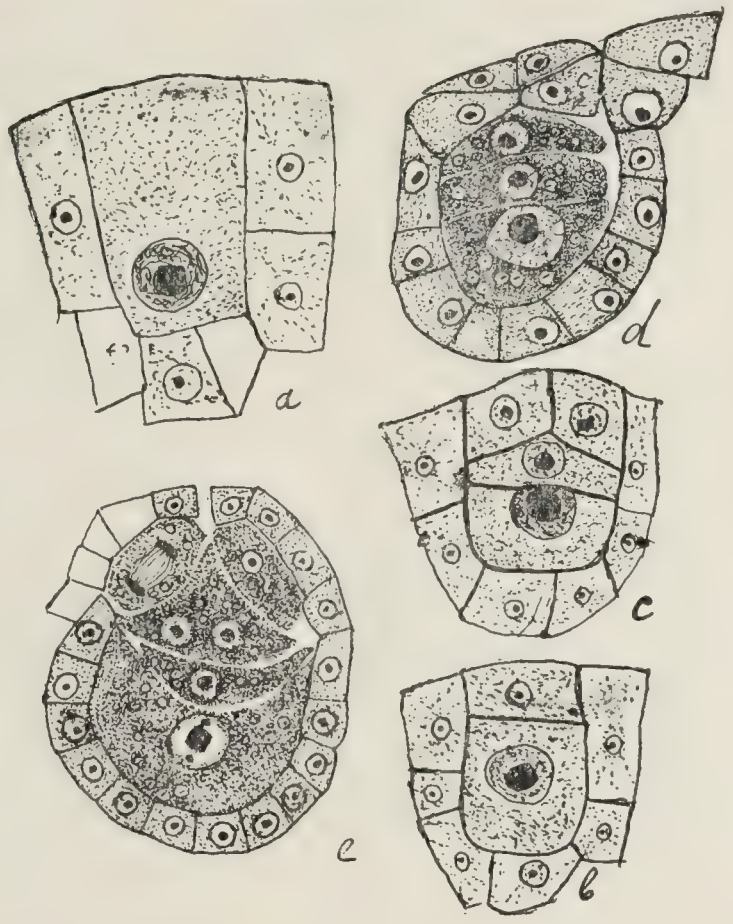
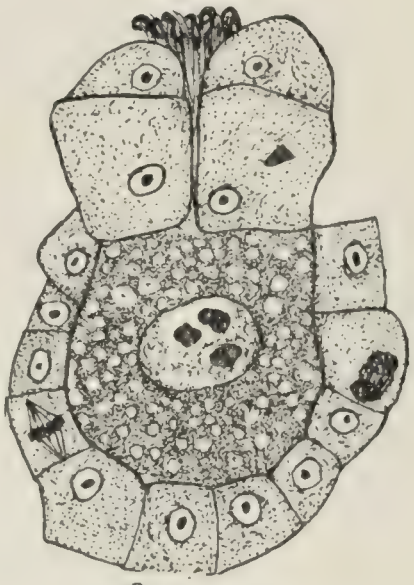


Fig. 35. Allmähliche Entwicklung des Archegoniums. *a* Randzelle des Prothalliums, zum Archegonium werdend; *b* ihre erste Teilung; *c* zweite Teilung; *d* Eizelle, Hals- und Bauchkanalzelle des fertigen Archegoniums; *e* dasselbe, Halszelle mit zwei Kernen. Vergr. 500.

die als Ausgangspunkt für den Ausbau des Archegoniums dient. Fig. 29 stellt das folgende Stadium dar: die Mutterzelle des Halses hat sich abgeteilt. Fig. 35 *a—c* zeigt, wie das embryonäre einzellige Archegonium alle seine Bestandteile formt, nämlich den Hals, Hals- und Bauchkanalzelle und Eizelle. Die Größe des weiblichen Kerns schwankt zwischen 10 μ (bei der ersten Teilung der Prothalliumsporen) und 20 μ in den Eizellen. Fig. 35 *e* stellt ein ausgewachsenes Archegonium kurz vor der Befruchtung dar; man sieht die keilförmig zwischen die Halszellen sich einschiebende Halskanalzelle. Sie führt zwei Kerne, was nicht selten bei den Gefäßkryptogamen vorkommt. Treub führt ebenso eine zweikernige Halskanalzelle für Lycopodium an, ich beschrieb dieselbe Erscheinung bei Isoëtes.

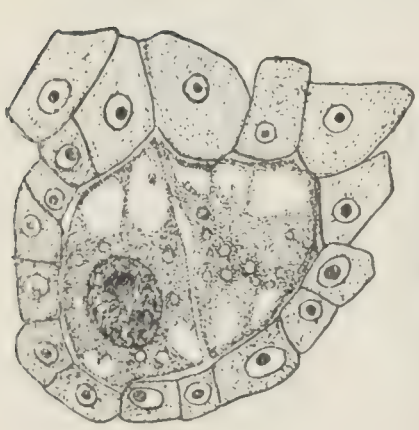
Das Protoplasma ist in allen Zellen der Zentralreihe mit kleinen Stärkekörnern angefüllt, die den Zellen des weiblichen Prothalliums von Salvinia so eigen sind. Wie man also sieht, stimmt diese Beschreibung im wesentlichen mit der Pringsheimschen überein; bekanntlich ist gerade bei Salvinia die Hals- und Bauchzelle des Archegoniums zum ersten Male beschrieben worden. Ist das erste Archegonium befruchtet, so hört zuweilen die Ausbildung weiter Archegonien auf. Weit öfter jedoch entstehen außer dem Haupt- und Zentralarchegonium noch zwei

36

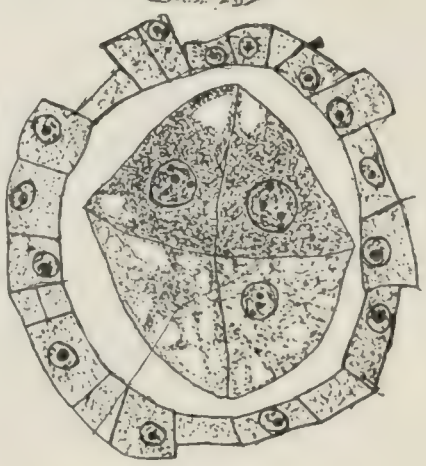


37

Fig. 36 u. 37. Antherozoiden, in das Archegonium eindringend. Eikern mit Antherozoidkerne (Kerne?). Vergr. 500.



38 *a*

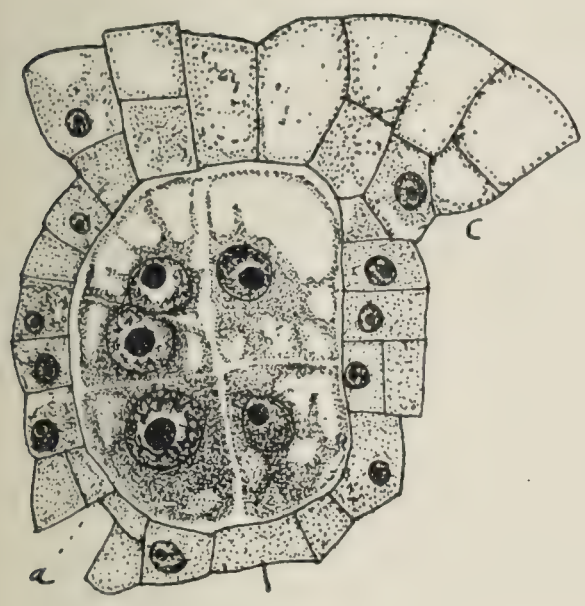


38 *b*

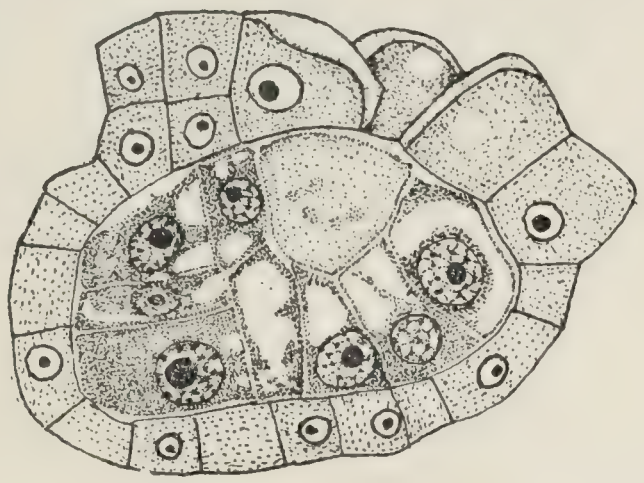
Fig. 38. Erste Teilung des befruchteten Eies. Vier Zellen des Embryos, von oben gesehen; Verschiedenheit in Dichtigkeit des Plasmas und der Größe der Kerne. Vergr. 500.

Nebenarchegonien, das eine links, das andere rechts vom Hauptarchegonium, wie schon Pringsheim und Bauke zeigten. Im Falle aber, wenn die Befruchtung nicht zustande kommt, entsteht eine große Anzahl von Archegonien, was auch schon von Pringsheim und Bauke bemerkt worden ist. Später komme ich noch zu diesem Punkte zurück. Wenn das Archegonium reif genug ist, so verschleimen die Bauch- und Halskanalzelle und öffnen den Kanal, durch den die Antherozoiden in das Archegonium hereinschwärmen. Fig. 36 stellt so ein Archegonium im Moment der Befruchtung dar. Der vordere Teil des Eiprotoplasmas ist stark eingedrückt. In diesem Hohlraume befinden sich zahlreiche Antherozoiden und noch mehr derselben sind beim Eingang zum

Archegonium anzutreffen. Der Eikern liegt in der Nähe des Hohlraums Ich umgehe einstweilen die genaueren Umstände der Befruchtung, da ich noch nicht eine genügende Serie von Stadien besitze. Die neuesten Untersuchungen Yamanouchi's über die Befruchtung von Nephrodium und die frühere Beobachtung von Shaw an Onoclea zeigen, daß während der Befruchtung bei den Farnen der männliche Kern in den weiblichen Kern aufgenommen wird und längere Zeit darin seine Selbständigkeit bewahrt (vgl. Yamanouchi, Plate VIII, Fig. 51—55 *s*). Fig. 37 kann man deshalb als ein solches Stadium auffassen, während welchem der Antherozoidenkern bereits in den Eikern eingetreten ist, wobei aber sein Chromatingehalt noch nicht gleichmäßig über den weiblichen Kern verteilt ist. Nach der Befruchtung geht der Eikern der inzwischen eine Zellhaut gebildet hat, zur Teilung über.



39



40

Fig. 39—40. Weitere Entwicklung des Embryos im Längsschnitt. Zwei Teile differenziert: der künftige Fuß und der künftige Sproß. Vergr. 1000.

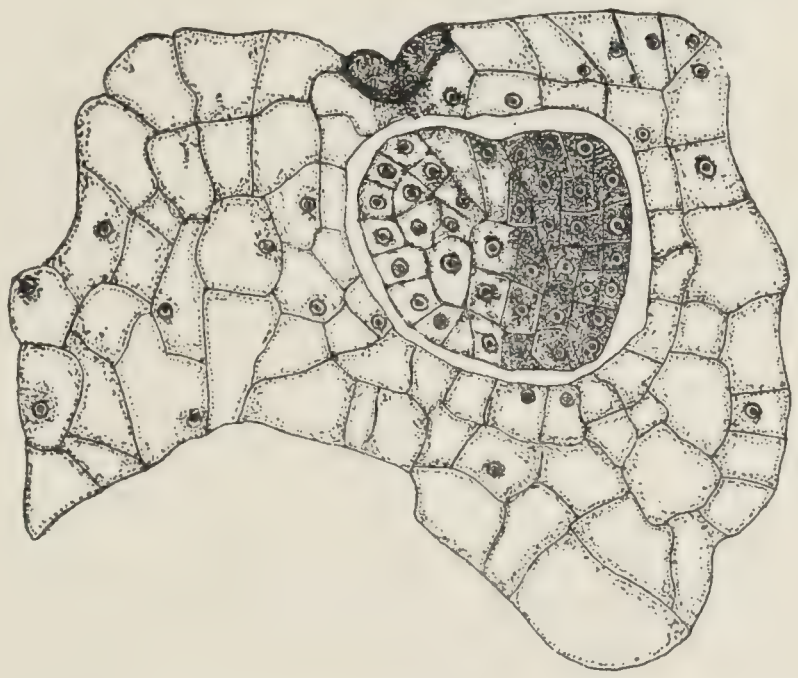


Fig. 41. Späteres Stadium des Embryos als das in Fig. 39—40. Vergr. 250.

In Fig. 39 *a* ist das erste Stadium dieser Teilung abgezeichnet, während welchem der Eikern in zwei Hälften zerfällt. Die erste Tei-

lungsfläche geht durch die Vertikalachse des Archegoniums. Die zwei nächsten Teilungen zerschneiden den Embryo in acht Oktanten, wie man aus der Fig. 32 (die Mitte des Embryos darstellend) und Fig. 33 und 38 *b*, wo der Embryo von oben gesehen abgebildet ist, sieht.

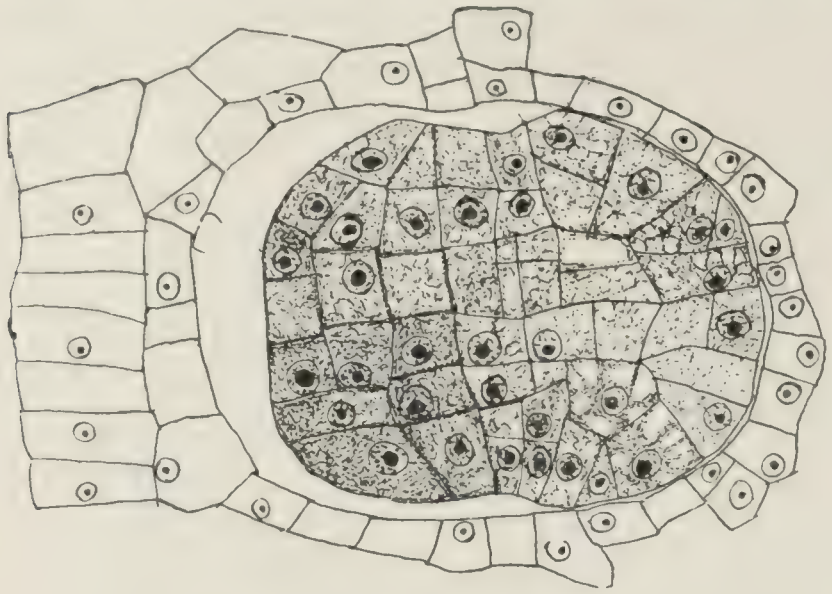


Fig. 42. Querschnitt durch den Embryo, seine zwei Teile zeigend, einen armen an Plasma und einen reichen. Vergr. 500.

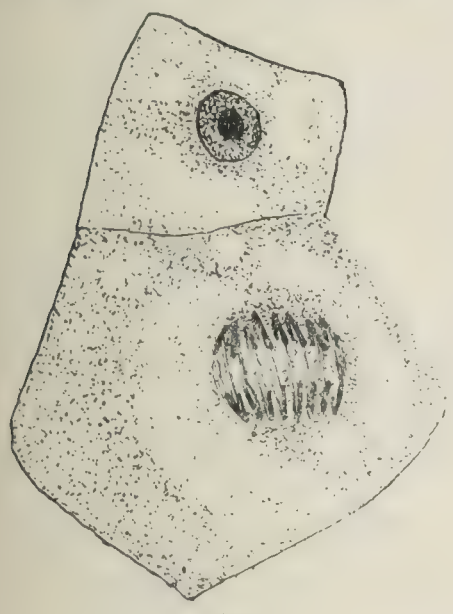
Fig. 43. Eins von den späteren Stadien des Embryos. *a* Haustoriumzelle; *b* Leitgewebe; *c* Meristem. Vergr. 250.

Weitere Entwicklungsstadien sind in Fig. 39 u. 40 gegeben. Hier sieht man deutlich den Unterschied zwischen den zwei Hälften des Embryos, jener, welcher den Vegetationspunkt des Stämmchens und das primäre Blatt gibt, und der anderen, welche zum Haustoriumfuß wird. Die folgenden Entwicklungsschritte des Embryos sind in Fig. 34 u. 41 im Längsschnitt und in Fig. 42 von oben gesehen dargestellt. Endlich ist in Fig. 43 ein genügend formierter Embryo zu sehen, in dem man drei verschiedene Gewebekomplexe differenziert findet. Der obere Teil besteht aus embryonären Zellen (*c*), der untere hat den Charakter eines Haustoriums (*a*), seine Zellen sind mit großen Kernen versehen und mit Stärke gefüllt; der mittlere Teil (*b*) wird zu einer Art Leitgewebe. Wenn, wie gewöhnlich, sich ein Embryo bildet, so kommen auch Fälle vor, wo zwei bis drei und sogar noch mehr Embryos zu einer ziemlich weitgreifenden Entwicklung gelangen. Bauke sah nie zwei Salvinia-Embryos entstehen, dafür aber gelang dies Hofmeister. Fig. 31 zeigt zwei Archegonien, beide mit Embryos; in Fig. 32 sieht man drei Embryos entstehen. Trotz dieser Polyembryonie nimmt gewöhnlich ein Embryo überhand, den ganzen Nährwert der Makrospore an sich ziehend.

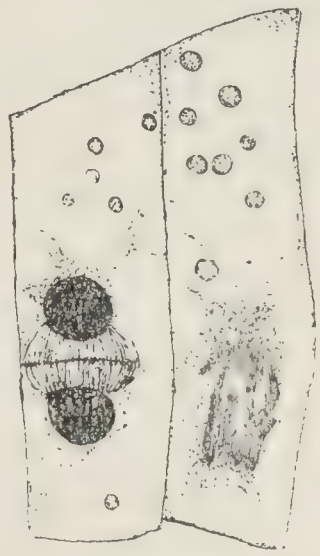
III. Einige Versuche über die Keimung der Makrosporen.

Da ich genügend lebendes Material hatte, versuchte ich einige Experimente anzustellen, um über den Zusammenhang von Prothallium, Embryo und Makrospore bei Salvinia ins klare zu kommen.

I. Vor allen Dingen lag es mir daran, eine Embryoentwicklung ohne Befruchtung zu erhalten. Zu diesem Zwecke wurden sorgfältig von Mikrosporangien gesonderte Makrosporangien in einem Termostat unter verschiedenen Temperaturen von 22—30° C kultiviert. Wurden die Makrosporangien ätherisiert und mit Chloralhydrat bearbeitet, so fiel das Resultat natürlich negativ aus, die Embryos kamen ohne Befruchtung nicht zur Entwicklung. Das war auch zu erwarten, wenn man der interessanten Angaben Strasburger's über Apogamie bei Marsilia



44



45

Fig. 44 u. 45. Zwei Zellen mit Kernen auf gleichen Entwicklungsstadien. Fig. 44 aus dem Embryo mit acht Chromosomen im Kern und aus dem Prothallium (Fig. 45) mit vier Chromosomen. Vergr. 1500.

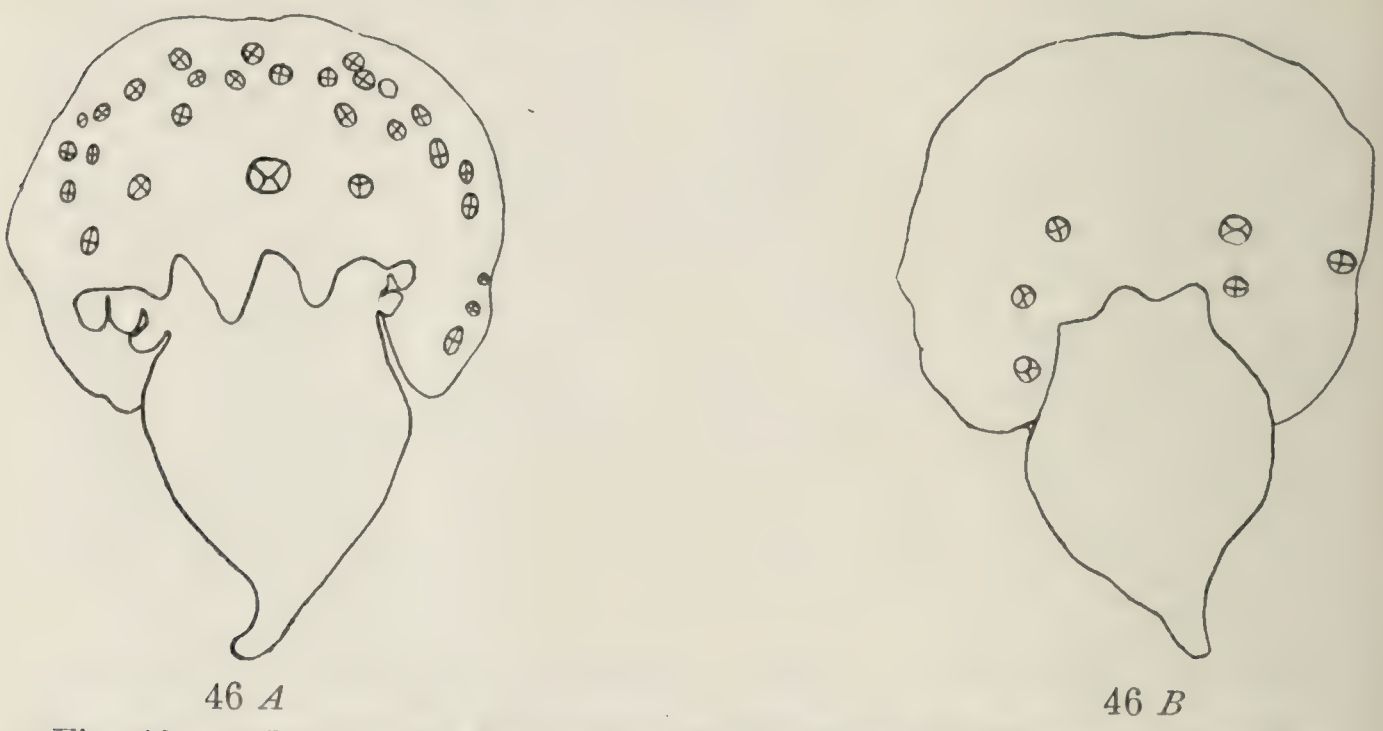
sich erinnert. Fig. 44 u. 45 zeigen die entsprechenden Teilungsstadien der Kerne im Prothallium (44) und im Embryo. Die Chromosomenzahl in den Kernen des Embryos beträgt 8, in den Kernen des Prothalliums nur 4.

Bei den apogamen Arten von Marsilia ist die Zahl der Chromosomen sowohl im Protophyt als auch im Metaphyt dieselbe, wie die Beobachtungen Strasburger's beweisen. Die der Befruchtung entzogenen Makrosporen bildeten Prothallien mit einer großen Anzahl von Archegonien (viele Dutzende). Es ist interessant hier an die Zeichnungen Bauke's zu erinnern. Trotzdem aber, ungeachtet der langen Dauer der Kultur und den günstigen Bedingungen, erreichten die Prothallien nicht ihre normale Größe und entwickelten keine flügelartigen Fortsätze.

Diese Beobachtung brachte mich auf den Gedanken einer Abhängigkeit der Embryos von der Form des Prothalliums.

Dieselben Beobachtungen wiesen die merkwürdige Regelmäßigkeit nach, mit der sich die Archegonien nur auf der Seite ausbilden, wo

das erste Archegonium angelegt ist, wo also noch längere Zeit das Meristem tätig ist. Wie schon aus den Versuchen Leitgeb's bekannt ist, werden die Archegonien in einer Abhängigkeit vom Lichte angelegt: sie entstehen auf der Schattenseite. Dies gilt aber nicht für Salvinia: ihre Archegonien werden gerade auf der vorderen oder oberen, also beleuchteten Seite angelegt. II. Um eine Archegonienentwicklung auch auf der anderen Seite hervorzurufen, stellte ich sie unter einen schwarzen Zylinder und ließ die Lichtstrahlen die Sporen von unten her treffen. Positive Resultate blieben aus. Eine große Anzahl Archegonien entwickelte sich, wie früher, auf der vorderen Seite; auf der hinteren Seite bildeten sich gleichfalls einzelne Archegonien, aber in sehr geringer Anzahl, wie aus den Schemen 46 *A* u. *B* zu sehen ist.



46 *A* 46 *B*

Fig. 46. *A* Vorderseite des sterilen Prothalliums; *B* Hinterseite desselben.

Größere Resultate bei Beleuchtung von unten erlangte ich nicht. Ich bin nicht geneigt anzunehmen, daß die Entstehung der Archegonien auf der hinteren Seite durch die Beleuchtung von unten bedingt war, umsomehr, als auch Bauke unter gewöhnlichen Umständen einzelne Archegonien auf der Hinterseite vorfand.

Aus allem Gesagten folgt, daß das Licht für die Verteilung der Archegonien bei Salvinia ohne Bedeutung ist. Man kann noch weiter gehen und erklären, daß die Entstehung der Archegonien vom Lichte vollkommen unabhängig ist; nämlich, auch die in einer photographischen Dunkelkammer gekeimten Sporen entwickelten normale Prothallien. (Vgl. Goebel's Einleitung in die experimentelle Morphologie, pag. 6.) Das Wachstum und die Entwicklung der Prothallien und der Embryos ließ eher an andere Faktoren als an das Licht denken. Es wurden folgende Experimente angestellt:

III. Ein Teil der Makrosporangien wurde nach Isolierung ausgesät, der andere Teil mit Mikrosporangien gemischt. Der erste Teil entwickelte breite Prothallien mit einer Masse von Archegonien; die flügelartigen Fortsätze blieben in allen Fällen aus. Dagegen entwickelten die befruchteten, Embryos enthaltenden Prothallien, jene langen Flügel, welche jeder, der nur Salvinia ♀ Prothallien gesehen hat, kennt. Daraus folgt nun, daß die Form und das Wachstum des Prothalliums durch die Entwicklung des Embryos bedingt wird. Fehlt der Embryo, so wird das Meristem zur gesteigerten Produktion der Archegonien verbraucht. Wenn aber aus dem befruchteten Archegonium ein Embryo hervorgeht, so wird das Meristem zum Gewebe des Prothalliums.

IV. Um das zu beweisen wurde folgendes Experiment angestellt. Es wurden weibliche Prothallien genommen, an denen eine große Anzahl von Archegonien angelegt war, worunter die an den Seitenrändern befindlichen erst im Entstehen begriffen waren. Zu diesen ♀ Prothallien wurde eine große Anzahl von Mikrosporangien, die es schon zur Antherozoidbildung brachten, zugesetzt. Als das Resultat dieser Vermischung war die Befruchtung einiger Randarchegonien. Danach fing das Meristem des Prothalliums an das Gewebe der Randseite auszuarbeiten, obgleich es zu einer vollkommenen Ausbildung derselben nicht kam, da die Teilungsfähigkeit des Meristems so gut wie erschöpft war. Fig. 47 stellt solch ein Prothallium dar, dessen zwei Randarchegonien befruchtet waren und eben anfangen Embryos zu entwickeln. Der durch Zellen bezeichnete Teil des Prothalliums ist erst nach der Befruchtung zur Entfaltung gebracht. Diese Erscheinung wurde mehrere Male geprüft und jedesmal fiel das Resultat gleich aus. Also sind die Form des Prothalliums und die Erzeugung des Embryos — Korrelationserscheinungen.

Fig. 47. Prothallium mit zwei Embryos, die aus den Rand-Archegonien stammen. Meristem sichtbar. *a* u. *a*.

V. Um in die Erscheinung besser einzudringen, war folgendes Experiment nötig: Es wurden von Mikrosporangien isolierte und eine

Reihe von Archegonien bildende Prothallien von den sie tragenden Makrosporen abgetrennt und mit einer beträchtlichen Anzahl Antherozoiden erzeugender Mikrosporangien vermischt. In dasselbe Gefäß wurden auch an den Makrosporen angeheftete Prothallien gesetzt. Nun geschah es, daß die Archegonien der normalen Prothallien auch normale Embryos gaben. Die abgeschnittenen Prothallien zeigten keinen einzigen Embryo. Die mehrfache Wiederholung des Experiments führte zu demselben Resultate. Trotz der großen Anzahl der schwärmenden Antherozoiden unterblieb die Befruchtung in den abgeschnittenen Prothallien und nach 3—4 Tagen sanken sie auf den Boden des Gefäßes, um bald abzusterben. Daraus sieht man, wie unentbehrlich für die Befruchtung die Anwesenheit der Makrosporen ist. Die Makrospore spielt dabei die Rolle eines hydrostatischen Apparates, der das Prothallium auf dem Niveau der obersten Wasserschicht emporhält. Man kann sogar bemerken, daß seine Oberfläche mit dem Wasserniveau in einer Linie liegt.

VI. Das grüne Prothallium von Salvinia führt in seinen Zellen Stärkekörner. Man könnte sich denken, daß auf ihm ein Embryo ohne die Teilnahme der Makrospore entstehen könne. Zu diesem Zwecke wurden Prothallien mit kaum entwickelten Embryos von den Makrosporen abgeschnitten und zusammen mit normalen Prothallien sich selbst überlassen. Kein einziger von den abgeschnittenen Prothallien hatte die Kraft, trotz dem Besitze von Chlorophyll, einen Embryo entstehen zu lassen. Die Anwesenheit der Makrospore und der in ihr aufgespeicherten Nährmaterialien ist unbedingt nötig für die Embryoentwicklung.

VII. Um dies zu beweisen wurde vom Prothallium, das bereits einen Embryo ausgebildet hatte, der größte Teil des Gewebes entfernt, außer den Zellen, die sich in der Nachbarschaft des entwickelten Embryos befanden; der Embryo gelangte zur normalen Ausbildung. Dieser Versuch zeigte gleichzeitig die Unfähigkeit des Prothalliums zu regenerieren. Außer den obengenannten wurden noch andere Experimente vorgenommen, z. B. mittels des Klinostaten usw., aber sie gaben keine zuverlässigen Resultate. Übrigens sind sie noch nicht beendigt. Einstweilen erwähne ich noch einen letzten Versuch, der mit auf Lehm gesäten Sporen ausgeführt war.

VIII. Auf dem Lehmboden unter Glasglocke ging die Prothalliumbildung ebenso erfolgreich vor sich, wie im Wasser. Es entstanden sehr hübsche Prothallien mit normalen Archegonien und Embryos.

Aus allen diesen Versuchen ist folgender Schluß zu ziehen: Das Prothallium von Salvinia ist nichts weniger als eine unabhängige Bildung. trotz der täuschenden Anwesenheit von Chlorophyll in seinen Zellen. Es ist eben nur ein Organ der Makrospore, wie bei Marsilia und sogar Selaginella und Isoëtes, das nur dazu dient die Archegonien zu tragen, aber unfähig ist die wachsende sporentragende Generation zu ernähren.

November 1908,
Botanisches Institut Charkow.

Literatur.

Arnoldi, Die Entwicklung des weiblichen Vorkeims bei den heterosporen Lycopodiaceen. Bot. Ztg. 1896.

Bauke, Einige Bemerkungen über das Prothallium von Salvinia natans. Flora 1879.

Belajeff (I), Über die männlichen Prothallien der Hydropleriden. Bot. Ztg. 1898.

Ders. (II), Über den Nebenkern in spermatogenen Zellen und die Spermatogenese bei den Farnkräutern. Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch. 1897.

Ders. (III), Über die Spermatogenese bei den Schachtelhalmen. Ibid., 1897.

Ders. (IV), Über die Cilienbildner in den spermatogenen Zellen. Ibid., 1898.

Ders. (V), Über die Centrosomen in den spermatogenen Zellen. Ibid., 1899.

Boleter (I), Fegatella conica Corda. Beihefte zum Bot. Zentralbl. 1901, XVIII.

Campbell (I), Mosses and Ferns. I. and II. Edition.

Ders. (II), Studies on the Ophioglossaceae. Annales du Jardin Buitenzorg 1907.

Davis (I), Sporeformation in Derbesia. Annals of Botany 1908.

Escoyez (I), Blépharoplaste et Centrosome dans le Marchantia polymorpha. La Cellule 1907, XXIV.

Goebel (I), Organographie, Pars II.

Ders., Einleitung in die experimentelle Morphologie, 1908.

Hofmeister (I), Vergleichende Untersuchungen 1851.

Ikeno (I), Die Spermatogenese von Marchantia polymorpha. Beiheft z. Bot. Zentralbl. 1903.

Ders. (II), Zur Frage nach der Homologie der Blepharoplasten. Flora 1906.

Yamanouchi (I), Spermatogenesis, Oogenesis and Fertilization in Nephrodium. Bot. Gazette 1908. (Hier umfangreiche Literaturangaben.)

Leitgeb (I), Über Bilateralität der Prothallien. Flora 1879.

Prantl (I), Zur Entwicklungsgeschichte des Prothalliums von Salvinia natans. Bot. Ztg. 1879.

Pringsheim (I), Zur Morphologie der Salvinia natans. Jahrb. f. wissensch. Bot., III, 1863. Gesammelte Abhandl., II.

Shaw (I), The fertilization of Onoclea. Annals of Botany 1898.

Ders. (II), Über die Blepharoplasten bei Onoclea und Marsilia. Ber. d. Deutschen bot. Gesellsch. 1898.

Treub (I), Études sur les Lycopodiacées. Annal. du Jardin Buitenzorg 1889—1890.

Strasburger, Botanisches Praktikum und Lehrbücher.

Nochmals zur Ökologie der Behaarung.

Von **O. Renner.**

1. Haare und Blattläuse.

In einer früheren Mitteilung[1]) habe ich darauf hingewiesen, daß abstehende Behaarung als Schutzmittel gegen kriechende Tiere wirksam sein muß und daß hierbei hauptsächlich Blattläuse und Tiere von ähnlicher Größe in Betracht kommen. Seitdem habe ich auf die angenommene Beziehung zwischen Behaarung und Immunität gegen Blattläuse geachtet und die ausgesprochene Vermutung bis zu einem gewissen Grade bestätigt gefunden: Blattläuse kommen vorzugsweise auf kahlen und schwach behaarten Pflanzen vor. So waren z. B. im Freiland des Münchener Gartens Mitte Juni Blattläuse an 44 kahlen oder fast kahlen und an nur 7 stark behaarten Spezies zu finden.

Das sagt aber weniger als es zunächst den Anschein hat und zwar deswegen, weil bei uns die stark behaarten Pflanzen den ganz oder fast kahlen gegenüber sehr in der Minderzahl sind. Und dazu kommt noch die Möglichkeit, daß Pflanzen, die von den Blattläusen regelmäßig verschont bleiben, wie Potentilla, Fragaria, außer ihren abstehenden Haaren vielleicht noch andere Schutzmittel mechanischer oder chemischer Art zur Verfügung haben. Daß Drüsenhaare, die ätherische Öle sezernieren, einen solchen Schutz jedenfalls nicht immer gewähren, geht aus der Beobachtung von Blattläusen an Salvia officinalis hervor.

Von den 7 behaarten Arten, die Blattläuse trugen, schienen 2, nämlich Helianthus tuberosus und Anchusa italica, die aufgestellte Regel nur zu bestätigen. Es fanden sich hier nämlich immer nur einige wenige und zwar geflügelte Tiere, die augenscheinlich aus der Nachbarschaft zugeflogen waren, aber sich nicht an Ort und Stelle vermehrten.

Auf den übrigen 5 Arten dagegen, Anchusa sempervirens, Borago officinalis, Cirsium monspessulanum, Hieracium aurantiacum, Inula

---

1) Zur Morphologie und Ökologie der pflanzlichen Behaarung. Flora 1908, Bd. XCIX, pag. 127 ff.

helenium, gediehen die Blattläuse sehr wohl. Die anfliegenden Muttertiere bohren sich auch zwischen engstehenden Haaren bis zur Epidermis hindurch und die Brut vermag sich trotz allen Hindernissen so weit fortzubewegen, daß sie sich ernähren kann. Eine so massenhafte Vermehrung der Blattläuse wie z. B. an Rheum, Archangelica, Sium Sisarum, wo die Läuse mitunter weithin zusammenhängende Hüllen um die glatten Stengel bilden, tritt aber auf stark behaarten Pflanzen nie ein.

An Mulgedium macrophyllum DC. ließ sich sehr schön beobachten, daß die Läuse auf einer und derselben Pflanze den kahlen Stellen vor den behaarten den Vorzug geben. Hier sind nämlich die Internodien der Blütenregion dicht mit langen Borsten bedeckt, der übrige Stengel ganz kahl, und die Blattläuse waren entweder streng auf diese kahlen Partien beschränkt oder doch auf den behaarten Teilen viel seltener.

Aus den mitgeteilten Beobachtungen geht hervor, daß die Ausbreitung und Vermehrung der Blattläuse durch starke Behaarung allerdings eine gewisse Behinderung erfährt, daß aber von einem sicher wirkenden Schutz, den solche Behaarung vor Blattläusen gewähren könnte, nicht die Rede sein kann.

2. Fühlhaare.

Herr Professor Haberlandt hat meinen Ausführungen „Zur Frage der Sinneshaare von Mimosa und Biophytum“ (l. c. pag. 151 ff.) eine Erwiderung zuteil werden lassen [1]), die mich veranlaßt, meinen Standpunkt nochmals mit einigen Worten zu präzisieren und einige ergänzende Bemerkungen zu machen.

Als wesentliches Resultat meiner Untersuchungen erschien und erscheint mir der Schluß, daß die anatomische Struktur der Borsten von Mimosa und Biophytum nicht als spezifische Anpassung an die Funktion der Reizperzeption aufgefaßt werden kann. Die Entscheidung darüber, ob wir ein Sinnesorgan bei Pflanzen kennen, in dem ein morphologisches Novum als Träger der Sinnesenergie auftritt, wie Herr Professor Haberlandt dargetan zu haben glaubte, halte ich nicht für bedeutungslos und den Schluß, daß wir eine derartige spezifische Gestaltung in den „Fühlhaaren“ der beiden Pflanzen nicht vor uns haben, halte ich nach der Feststellung der weiten Verbreitung ganz ähnlicher Strukturen für zwingend.

---

1) Über Fühlhaare von Mimosa und Biophytum. Flora 1909, Bd. XCIX, pag. 280 ff.

Verhältnismäßig unwichtig erscheint mir daneben die Frage, ob die genannten Organe tatsächlich eine bedeutsamere oder eine untergeordnetere Rolle bei der Reizperzeption spielen. Daß Mimosa durch Verbiegen der Haare auf den primären Gelenken zur Reizbewegung veranlaßt wird, habe ich, wie pag. 153 mitgeteilt, in Übereinstimmung mit Herrn Haberlandt beobachtet. Und daß dasselbe bei Biophytum proliferum eintritt, hat Herr Haberlandt jetzt nach der von mir vorgeschlagenen Methode festgestellt.

Wenn aber Herr Professor Haberlandt damit für erwiesen hält, daß die Deformation der parenchymatischen Elemente an der Basis der Fühlhaare zur Auslösung des Reizes genüge, so kann ich mich dieser Auffassung nicht anschließen. Ein Blick auf die Abbildungen der fraglichen Organe von Biophytum und Mimosa (Typus III)[1]) zeigt, daß eine Deformation der Parenchympolster nicht möglich ist ohne ententsprechende Einwirkung auf die anstoßenden Gewebe. Wird das Polster gepreßt, so wird das auf der Außenseite an das Haar anschließende Gewebe gezerrt, und umgekehrt. Es ist nicht einzusehen, warum diese notwendig in Mitleidenschaft gezogenen, nicht zum „Sinneshaar" gehörigen Elemente nicht ebenfalls reizbar sein sollten. Jedenfalls ist noch kein Versuch gemacht worden, die „Steigerung oder Lokalisierung der Empfindlichkeit" an den Polstern, von der Herr Haberlandt (1909, pag. 281) spricht, nachzuweisen. Die Haare von Mimosa und Biophytum verwirklichen also in anatomischer Hinsicht den reinen Typus eines Sinneshaares nicht so wie die von Dionaea und Aldrovanda, sondern sind ein Mischtypus zwischen Sinnesorgan und Stimulator. Nur Haberlandt's Typus II von Mimosa, Borste auf einem parenchymatischen Sockel, würde den Ansprüchen an ein Sinneshaar genügen, vorausgesetzt, daß die Zellen des Sockels sehr nachgiebig sind und nicht die Deformation, also den Reizanlaß anstatt des Reizes, auf die unterliegenden Gewebe fortpflanzen.

Wichtiger als diese Konsequenzen des anatomischen Baues sind die mechanischen Eigenschaften der Haare, wie sie sorgfältigere Beobachtung erkennen läßt. Es ist nämlich nicht möglich, eine Borste auf dem primären Gelenk von Mimosa auch nur schwach zu verbiegen, ohne den ganzen schlanken Sproß in leise zitternde Bewegung zu versetzen. Und es ist nicht möglich eine Borste auf dem Blättchen von Biophytum sensitivum oder proliferum zu verbiegen, ohne daß das ganze

1) Man betrachte vor allem Haberlandt Sinnesorgane, 2. Aufl., Taf. IV, Figur 10.

gefiederte Blatt, bei Biophytum proliferum unter Umständen sogar ein ganzer Zweig, sich bewegt; die schlanke Spindel biegt sich eher als der kurze gedrungene Blättchenstiel. Wenn also ein Druck oder Zug, der auf ein Haar ausgeübt wird, zu einer Bewegung des Blattes oder gar des Sprosses führt, muß dieser Druck oder Zug in den bewegungstätigen Gelenken, die zwischen dem Angriffspunkt der Kraft und dem Unterstützungspunkt des Systems liegen, eine Deformation bewirken oder jedenfalls anstreben.

Die Bewegung des Blattes tritt bei Biophytum, wie unter dem Mikroskop beobachtet wurde, ein, bevor noch das Polster an der Haarbasis merkbare Deformation aufweist, von den im unteren Teil sehr derben Borsten von Mimosa ganz zu schweigen. Die „Sinneshaare" der beiden Pflanzen werden demnach als Stimulatoren gröbster Art in Anspruch genommen, bevor oder sicher während sie Gelegenheit haben als Perzeptionsorgane im engeren Sinne zu fungieren.

Weil Herr Prof. Haberlandt die Vermutung ausspricht, unser europäisches Gewächshausmaterial von Mimosa könnte infolge einer Entartung nur die niedrigeren Borstentypen zur Entwicklung bringen, habe ich außer den aus Brasilien stammenden lebenden Warmhauspflanzen einige Herbarmaterialien, die in den Tropen gesammelt sind, untersucht, und zwar aus Panama (gesammelt von Griesebach), von Antigua (Wullschlägel), von St. Thomas in Westindien (Eggers), aus Penang (Schiffmann), aus Assam (Simmons), aus Neukaledonien (Schlechter). Die Ausbildung des Sklerenchyms in den Borsten ist sehr wechselnd und es sind mir allerdings gelegentlich Fälle zu Gesicht gekommen, wo das Sklerenchym nur einseitig bis zur Borstenbasis reicht, so daß der Borstengrund einseitig aus Parenchymzellen gebildet wird, ähnlich etwa wie in Taf. IV, Fig. 10 von Haberlandt's Sinnesorganen dargestellt ist. Aber die „vollkommenste", an Biophytum erinnernde Form habe ich auch hier nie gefunden, und deshalb glaube ich nach wie vor die Behauptung verantworten zu können, daß Haberlandt's Abbildung auf S. 520 der physiologischen Pflanzenatomie und Fig. 9 der Taf. IV in den „Sinnesorganen" mit dem scharf abgesetzten, merkwürdig dünnwandigen einseitigen Parenchympolster einen seltenen Ausnahmefall darstellt und von der typischen Beschaffenheit der Borsten von Mimosa eine nicht zutreffende Vorstellung gibt.

Mit bezug auf die Anmerkung 2) in Herrn Haberlandt's Erwiderung[1]) habe ich zu erklären: „die Möglichkeit, daß es sich um eine

1) Flora 1909, pag. 280.

Aussteifung der Haarbasis handeln könnte", habe ich dort in Betracht gezogen, wo sie in Betracht gezogen werden kann, nämlich bei den Monokotylenhaaren vom Typus Ctenanthe (p. 146—147). Beim Typus Potentilla, Biophytum wird das Haar selbstverständlich nach der Aufrichtung in der jetzt erreichten Lage festgehalten, aber von einer Erhöhung der Festigkeit der Haarbasis kann nicht wohl gesprochen werden. Wenn ich nach Herrn Prof. Haberlandt's Vorgang mit teleologischen Argumenten operieren soll, so mag noch darauf hingewiesen sein, daß die „Aussteifung" auch tatsächlich bei solchen Haaren fehlt, die von vornherein abstehen oder durch eigenes Wachstum sich aktiv aufrichten.

Eingegangene Literatur.

1) O. Abel, Bau und Geschichte der Erde. Mit 226 Textfiguren und 6 Farbentafeln und Karten. Wien, F. Tempsky; Leipzig, G. Freytag. Preis: geb. M. 4,50.
2) P. Dop et A. Gautié, Manuel de technique botanique, histologie et microbie végétales. Paris, F. R. de Rudeval éditeur.
3) E. Gilg und R. Muschler, Phanerogamen. Verlag von Quelle & Meyer, Leipzig. Preis: geb. M. 1,25.
4) H. Glasey, Rohstoffe der Textilindustrie. Verlag von Quelle & Meyer, Leipzig. Preis: geb. M. 1,25.
5) D. Haeberle, Verzeichnis der Veröffentlichungen des naturhistorisch-medizinischen Vereins zu Heidelberg, 1856—1909. Heidelberg 1909, C. Winter's Univ.-Buchh.
6) E. Issler, Führer durch die Flora der Zentralvogesen. Mit 4 Tafeln Leipzig, Verlag von W. Engelmann. Preis: 1,80.
7) G. Karsten und F. Oltmanns, Lehrbuch der Pharmakognosie. 2. Auflage von G. Karsten's Lehrbuch der Pharmakognosie. Jena 1909, Verlag von G. Fischer.
8) A. Kohut, Ludwig Feuerbach, sein Leben und seine Werke. Leipzig 1909, Fritz Eckardt's Verlag.
9) Prantl-Pax, Lehrbuch der Botanik. 13. Aufl. Leipzig, Verlag von Wilh. Engelmann. Preis: geb. M. 6,—.
10) J. P. Lotsy, Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Zweiter Band: Cormophyta Zoidogamia. Mit 533 Abbildungen im Text. Jena, Verlag von G. Fischer. Preis: M. 24,—.
11) H. Miehe, Taschenbuch der Botanik. Leipzig, Verlag von Dr. Werner Klinkhart. Preis: brosch. M. 6,—.
12) Moll-Janssonius, Mikrographie des Holzes. 2. Lieferung. Leiden, Verlag von E. J. Brill. Preis: M. 6.—
13) H. Schinz und R. Keller, Flora der Schweiz. Mit Figuren. I. Teil: Exkursionsflora. 3. Auflage. Zürich, Verlag von Albert Raustein. Preis: geb. Frcs. 6,80.
14) C. K. Schneider, Illustriertes Handbuch der Laubholzkunde. 8. u. 9. Lief. (3. u. 4. Lief. des 3. Bandes). Mit 83 Abbildungen im Text. Jena 1909, Verlag von G. Fischer. Preis: je M. 4,—.
15) Smalian, Leitfaden der Tierkunde. I. Teil M. 1,20; II. Teil M. 1,50; III. Teil M. 2,—. Verlag von F. Tempsky in Wien und O. Freytag in Leipzig.
16) M. Ward, Trees, Vol. V. Cambridge at the University Press 1909.

17) Warming-Johannsen, Lehrbuch der allgemeinen Botanik. Nach der dänischen Auflage übersetzt und herausgegeben von Dr. E. P. Meinicke. II. Teil (Schluß). Berlin 1909, Verlag von Gebr. Borntträger. Preis: M. 4,80.

18) D. Westermann, Die Nutzpflanzen unserer Kolonien. Berlin, Verlag von Dietr. Reimer. Preis: M. 5,—. (Mit 36 farbigen Tafeln.)

19) J. Wiesner, Organographie und Systematik der Pflanzen. Dritte Auflage, bearbeitet von Prof. Dr. K. Fritsch. Mit 365 Holzschnitten. Wien und Leipzig, Verlag von Alfr. Hölder. Preis: geheftet M. 10,80.

20) O. Wünsche, Die Pflanzen Deutschlands. Die höheren Pflanzen. 9. neubearbeitete Auflage. Herausg. von Dr. J. Abromeit. Mit einem Bildnis O. Wünsche's. Leipzig und Berlin, Verlag von B. G. Teubner. Preis: geb. M. 5,—.

21) Ders., Die verbreitetsten Pflanzen Deutschlands. 5. Auflage, bearbeitet von Dr. B. Schorler. Leipzig und Berlin, Verlag von B. G. Teubner. Preis: geb. M. 2,60.

22) H. Zoernig, Arzneidrogen, als Nachschlagebuch für den Gebrauch der Apotheker, Ärzte, Veterinärärzte und Studierenden der Pharmazie. Lieferung 1—2. Leipzig, Verlag von Dr. W. Klinkhart.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

Beiträge zur Kenntnis der Utricularien.

Von **Philipp von Luetzelburg.**

(Mit 48 Abbildungen im Text.)

Einleitung.

Nach den großen Arbeiten von Goebel und Glück, um die sich dann mehrere andere Arbeiten verschiedener Autoren, wie Büsgen, Darwin, Cohn, Kamienski, gleichsam gruppieren, blieben nur mehr kleine Lücken in der Kenntnis der Utricularien, Lücken, die zwar nicht ganz leicht und schnell auszufüllen sind, doch unbedingt noch beseitigt werden müssen, ehe ein Gesamtbild der hochinteressanten Pflanzenfamilie entworfen werden kann. Goebel's Verdienst ist es, vor allem die Beziehungen der einzelnen Formen der Utricularien zueinander aufgeklärt, sowie auf die einzig im Pflanzenreich dastehende Polymorphie und Lebenskraft hingewiesen zu haben; auch hat er als der erste uns mit den exotischen Vertretern dieser Familie näher vertraut gemacht. Goebel war es auch, der uns die einzelnen Organe an dieser Utricularia richtig deutete und uns Klarheit verschaffte über die oft und lang bestrittenen Fragen, was Blatt und Ausläufer und Blase sei[1]). Glück beschreibt in seinem Werk über Wasserpflanzen die Biologie und Systematik der einheimischen Utricularien und hat sich so Verdienste um die Kenntnis unserer einheimischen Arten erworben. Vorliegende Arbeit wird bestrebt sein dazu beizutragen, einiges noch nicht genau Bekanntes sicher festzustellen, so besonders die Vorgänge bei der Verdauung, einige Einzelheiten über den Bau der Blasen, und den Versuch zu machen, nach den charakteristischen Anhängseln und besonders den Antennen an den Blasen eine Systematik der Arten nach dem Blasenaufbau zu konstruieren. Einige Regenerationsversuche, Kulturmethoden und Beschreibungen verschiedener, bisher unbekannter Arten werden den Schluß der Arbeit bilden, die mit den Verdauungsversuchen beginnen und mit der Bestimmung einzelner Exoten enden wird.

---

1) Trotzdem können wir in „The new Phytologist", Vol. VIII, Nr. 4, April 1909, am Schlusse einer Arbeit von R. H. Compton über Utricularia brachiata lesen: The view here advocated, that the runners of Utricularia are caulome structures and that the „leaves" are of the nature of phylloclades, has the merit of bringing a very anomalous genus into line with the majority of flovering plants". Compton bringt also noch einmal die alte Schimper'sche Kaulomtheorie (Bot. Ztg. 1882). Sind denn dabei alle Arbeiten Goebel's berücksichtigt?

Vorgänge bei der Verdauung der durch die Blase gefangenen Organismen.

Darwin und Cohn arbeiteten fast gleichzeitig über die merkwürdigen und höchst sinnreich aufgebauten Organe, die Blasen, die zur Fleischnahrung dienen, doch beide mit negativem Erfolg. Durch die Arbeiten Goebel's in den „Pflanzenbiologischen Schilderungen", II. Teil, pag. 161 ff., wurden die Verdauungserscheinungen bei den Insektivoren erst allgemeiner bekannt und die Insektivoren in zwei Klassen eingeteilt: A. Insectivoren ohne verdauendes Enzym, wozu Goebel Sarracenia und Cephalotus stellt, und B. Insectivoren mit verdauendem Enzym. Zu letzteren zählt Goebel auch die Utricularia, aber nur „wegen ihrer Verwandtschaft zu Pinguicula". „Der Nachweis eines Enzyms bei Utricularia ist bis jetzt nicht erbracht." Goebel schreibt dann weiter: „Dabei ist indes zu beachten, wie groß die Schwierigkeiten bei den verhältnismäßig kleinen Blasen sind". Die Kleinheit und Zierlichkeit der Blasen führten mich nun auf den Gedanken, den Saft nicht einzelnen Blasen zu entnehmen, was ich später auch noch versuchte, sondern den Blaseninhalt im Großen herzustellen; nebenbei wollte ich auch Experimente mit der Pravazspritze machen. Von 100 kräftigen, auf dem Höhepunkt der Entwicklung stehenden Exemplaren von U. vulgaris und dann auch noch von neglecta, die alle eine Länge von 70—80 cm hatten, nahm ich mit einer Pinzette die Blasen einzeln ab und zwar getrennt möglichst solche von den Vegetationsspitzen und dann auch die von den älteren Teilen der Pflanzen, die eben schon Nahrung aufgenommen, also Tiere schon gefressen hatten, mit anderen Worten, rote und blaue Blasen. Die mit sterilem Wasser abgewaschenen Blasen mischte ich dann mit 100,0 feinem, geschlemmtem und mit Säure und durch Glühen gereinigtem Quarzsand und zerrieb das Ganze in einem Mörser unter Zusatz von 100,0 reinem Glyzerin[1]) und stopfte den Brei in einen kleinen Percolator. Diesen verschloß ich dann so, daß nur alle Minuten zwei Tropfen hervortreten konnten, und erhielt eine grünliche, blaue (vom Anthocyan in der inneren Zellenschicht in der Blase) Flüssigkeit, die eigenartig schwach aromatisch roch und eine ganz schwach saure Reaktion ergab. Larven und kleine Kruster vom natürlichen Standort der betreffenden Utricularien in diese Flüssigkeit gebracht, zeigten Lähmungserscheinungen, und nach 11 Stunden waren sie tot. In der Kontrollflüssigkeit aus Glyzerin und Wasser blieben sie lebend wie in gewöhnlichem Wasser. Fliegen, die in diese Flüssigkeit

1) Nach den Mitteilungen im Journal f. prakt. Chemie 1876.

getaucht wurden, schwammen äußerst schnell sich im Kreise drehend umher und legten sich nach 7 Stunden auf die Seite, erholten sich aber, herausgenommen aus dem Bade, bald wieder. Büsgen[1]) und Cohn[2]) fanden auch schon, daß sich Tiere, die in die Blase geraten waren, noch lange Zeit, ja tagelang darin bewegten und umherschwammen. Der die Tiere offenbar betäubende Stoff muß also in großer Verdünnung in der Blase vorhanden sein, sonst könnten die Tiere nicht so lange lebend bleiben. Fein in Scheiben geschnittenes Hühnereiweiß, ferner Stärke, Fett, Milch, Fleisch, roh und gekocht, Glyzerin, Butter, Fibrin in 0,05 % iger HCl einen Tag lang gelegt, Käse in scharfkantige Stückchen geschnitten, brachte ich mit 5 und 3 ccm dieser Flüssigkeit mit und ohne Zusatz von 0,5, 0,1, 0,2 0,05 % iger HCl gleichen Quantums in einen Brutofen und hielt die Proben auf 37—40 ° C. Nach 4 und 8 Stunden des anderen Tages entnahm ich überall einige Proben, untersuchte sie auf Eiweißspaltungsprodukte und machte die Biuretreaktion, doch weder diese Probe noch andere Versuche erbrachten positive Resultate. Nach 3 Tagen erst beobachtete ich, daß die Eiweißscheibchen und die Käseteilchen nicht mehr scharfkantig waren, ohne jedoch faulen Geruch von sich zu geben (Indol, Skatol usw.). Die Kontrollversuche enthielten gleiche Stückchen, doch ohne Zusatz von HCl; die Kanten dieser Käse- und Eiweißstückchen waren nur weich geworden, ohne ihre Schärfe verloren zu haben. Es hatte also irgendeine Einwirkung von seiten des Saftes auf das Eiweiß stattgefunden. Die Versuche wurden dann unterbrochen und darauf noch zweimal wiederholt mit gleichen Resultaten. Dabei hatte sich auch gezeigt, daß der Saft selbst, obgleich ein ausgezeichneter Nährboden für Bakterien und Schimmelpilze, keine Spur von einer solchen Vegetation wahrnehmen ließ, obwohl eine kleine Probe in einer offenen Schale im Laboratorium 27 Tage lang aufgestellt war. Einige Tropfen dieses unverdünnten Saftes auf Gelatineplatten (Fleischnährgelatine) gebracht, hatten nach 4 Tagen eine kleine Höhlung in die Schicht gefressen, die Gelatine dabei verflüssigend. Versuche mit Chinon, Xylo-, Para-, Meta- und Benzochinon nach Raciborski ergaben keinerlei Farberscheinungen, obgleich Raciborski damit auf Eiweißstoffe verschiedener Pflanzen sehr gute Reaktionen, meist Rot- und Blaufärbungen erzielte. Nicht nur diese Reagenzien habe ich versucht, sondern überhaupt alle, die ich nur überhaupt irgendwie in den einschlägigen Werken finden konnte,

1) Büsgen, Ber. d. D. bot. Ges. 1888, Bd. VI, pag. LV.
2) Cohn, Beiträge zur Biologie der Pflanzen, I, 3, pag. 71.

doch alle ohne Ausnahme waren ohne Erfolg angewendet worden. Dazu kam, daß das blaue Anthocyan, das in den inneren Zellen der Blase sich ja findet, sehr hinderlich ob dieser je nach Reaktion bald blau, bald rot werdenden Färbung war. Doch kann man eben diese sonst so hinderliche blaue Farbe, die in jungen, noch nüchternen Blasen rot erscheint wegen der darin vorherrschenden Säure, sofort als Indikator benutzen, zu erfahren, ob Tiere in den Blasen gefangen sind oder nicht. (Haben die Blasen irgendeine Beute in sich, färben sie sich blau[1])[2])[3]).)

Um nun wieder auf den dargestellten Saft zurückzukommen, möchte ich noch erwähnen, daß ich auf Zusatz von Fehling'scher Lösung mit und ohne verdünnter 1 %iger und 1 ‰iger HCl einen deutlichen Kupferniederschlag bekommen hatte, ein Vorversuch, der mich auf später noch zu erwähnende Proben brachte. Alle diese erwähnten Versuche machte ich mit Saft + Glyzerin, weil Glyzerin ein gutes Lösungsmittel für Enzyme sein soll. Es lag mir aber auch sehr viel daran, den reinen Saft ohne irgendeinen fremden Zusatz zu erproben, und ich verwendete in der Folge Blasen, auf obige Art mit Sand und gleichen Teilen Wasser vermengt, zerrieben und filtriert, zu weiteren Versuchen.

Den Gesamtinhalt des Saftes an Stickstoff zu bestimmen, gelang mir noch nicht, wenigstens kann ich noch keine genauen Zahlen angeben. Ich versuchte nun weiter wieder, wie oben schon beschrieben, zuerst Verdauungsversuche damit zu machen. Je 10 ccm und 20 ccm Saft wurden wieder mit und ohne Zusatz von gleichen Quantitäten 0,05 %iger, 0,025 %iger und 0,5 %iger Zitronen-, Wein- und Salzsäure möglichst steril in Röhrchen gebracht unter Zugabe von Eiweiß usw. wie oben, auch von Öl mit Stärke (Goebel, Pflanzenbiol. Schild. II), dann auch von Blut, faulendem und verfaultem Blutwasser, von Milch und noch von einer Verreibung von kleinen Krustern und Larven mit sterilisiertem Sand und Wasser. Auch diese Röhrchen setzte ich gleicher Temperatur aus unter Beigabe von Kontrollröhrchen. Nach 8 Stunden war die Milch noch nicht geronnen, jedoch zeigte das Fett, noch emulgiert, Zersetzungserscheinungen unter dem Mikroskop. Die Fettkügelchen waren alle deutlich gelber geworden und trübe. Nach einem Tag das gleiche Bild, ebenso nach 2 Tagen, nach 54 Stunden waren die Eiweiß- und Käsestückchen ohne die scharfe Kante, die Substanz war auch weich geworden und an den korrodierten Rändern undurchsichtig. Fäulnisgeruch fehlte, Fibrinflocken

1) Büsgen a. a. O.
2) Cohn a. a. O.
3) Goebel, Pflanzenbiolog. Schilderungen II, pag. 179 ff.

waren stark gedunsen und an den Rändern glashell, die Milch (unter dem Mikroskop) war nun getrennt in Fettkugeln, die noch trüber waren wie zuvor, und in eine gelbliche Flüssigkeit mit vielen suspendierten kleinen, gelblichen Körnern. Der Fleischsaft war in eine gelblichbraune, trübe Flüssigkeit ohne Fäulnisgeruch verwandelt. Die für alle Versuche ausgeführte Biuretreaktion mißlang stets (mit KOH und $CuSO_4$) oder ergab wenigstens keine deutliche Färbeerscheinung. Nach 5 und nach 7 Tagen waren die geschilderten Erscheinungen die gleichen, nur noch etwas deutlicher geworden. Indol, Skatol war auch da noch nicht nachzuweisen, trotz des Ausschüttelns mit Äther, Versetzens mit HNO_3 Bayer'scher[1]) Indolreaktion, ferner der Legal'schen Probe (violette Färbung mit Nitroprussidnatron) und NaOH. Alle Versuche mit Chemikalien, die Farbstoffe mit etwaigen Amido- oder Imidoderivaten, Abbauprodukten von Eiweiß erzeugen könnten, oder mit Farbstoffen selbst, mit Fällungsmitteln, irgendeine Erscheinung damit zu erzielen, blieben erfolglos, und wie viel und sorgfältig ich auch die einschlägige Literatur bei Czapek, p. 226 ff., sowie überhaupt die Angaben von Kap. 40 und 41, ferner in Green-Windisch, Die Enzyme (1901) nachstudieren mochte, keines von den zahlreich angegebenen Reagenzien hatte deutlichen Ausschlag ergeben. Diphenylamin und Schwefelsäure in allen Stärkeverhältnissen gemischt, sowie Raciborski's Angaben, wie oben schon erwähnt, mit Chinonen ergaben keinerlei Farberscheinungen. Bleiacetat, Bleisubacetat 1 % schlugen einen gelblichweißen Bodensatz nieder, doch war das meiste davon Gerbsäure mit Blei verbunden und Schleim. Fehling'sche Lösung ergab wiederum Zucker. Ich unterbrach dann am 7. Tage den Versuch, nicht ohne auch zuletzt noch mit Alkohol die Proben ausgefällt zu haben, aber auch das noch mit negativem Erfolg; ebenso fielen die Ausschüttelungen mit Toluol, Toluolalkohol und Benzin aus. Diese trüben Erfahrungen wurden nun beschlossen mit einigen besseren, positiven Resultaten.

1) Bayer, Ber. d. chem. Ges., Bd. XIII, pag. 2339 (Czapek).
Erdmann u. Winternitz, Münchener med. Wochenschr. 1903, Nr. 23.
Salkowski, Ber. d. chem. Ges., Bd. XIII, 1880.
Ders., Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. VIII, IX, 1885.
O. Löw u. Th. Bokorny, Über die Chemie der Proteosomen. Flora 1892, Ergänzungsbd., pag. 117—129.
O. Löw, Osmiumtetroxyd 1 : 100000, gab keine Reaktion, P. Wolframsäure negatives Resultat.
O. Löw u. Bokorny, Verhalten der Pflanzenzellen gegen stark verdünnte alkalische Ag-Lösung. Jahresber. f. Tierchemie 1888, pag. 273.

Nach einer Mitteilung in der Zeitschr. f. Tierchemie 1888 und 1907 stellte ich nun Lösungen her von Na_2CO_3 und Kaseïn, je 50 ccm von je $1\,‰$ Gehalt und versetzte sie mit 30, 20 und 5 ccm des reinen Saftes; nach 9 Stunden, nach 11, 13, 17 Stunden wurde dann die Mischung genau neutralisiert und mit $1\,\%$ Essigsäure versetzt. Nach 13 Stunden war der anfänglich sich bildende bräunliche Niederschlag von Proteïnen verschwunden, d. h. nicht mehr hervorzurufen, die Kaseïnlösung war durch Enzymwirkung verdaut, oder mit anderen Worten, es hatte sich in der Kaseïnlösung Pepton gebildet. Es war also doch in dem Saft ein Enzym verborgen, das wir zu den tryptischen Enzymen rechnen dürfen. Das eiweißspaltende Enzym muß übrigens sehr langsam wirken, denn im Vergleich zu den zugesetzten Saftmengen und den geringen Kaseïnmengen war erstere bedeutend im Überschuß. Die zu erwartende Bakterienansiedelung bei den Versuchen wurde durch Zugabe von 2—3 Tropfen Chloroform und Ätheratmosphäre abgehalten. Eine 10malige Wiederholung des ganzen Versuchs erbrachte nun wieder annähernd gleiche Resultate und wurden von O. Löw in liebenswürdiger Weise kontrolliert. Oben sprach ich auch von einer Säure, einer schwachen Säure nur, doch kräftig genug, das blaue Anthocyan in den Blasen rot zu färben und im Saft selbst eine Schimmel- und Bakterienflora zu verhindern.

Es fand sich Benzoësäure in diesem Saft, nachgewiesen auf folgendem Weg. Ausschüttelungen mit Äther und Chloroform und mit Alkohol und Toluol, die dann bei 15—20° abgedampft wurden, ließen einen penetranten, doch aromatischen Geruch deutlich wahrnehmen und fühlten sich fettig, ja schmierig an. Die jungen Blasen an der Vegetationsspitze bei U. vulgaris usw. sind lebhaft rot gefärbt, werden dann aber, älter geworden, blau, das Anthocyan der Blaseninnenwand ist durch diese Säure rot und wird später wieder blau. Wie kommt es nun, daß die Blasen trotz der Säurengegenwart wieder blau werden können? Ich glaube die Tatsache so erklären zu können, durch viele Versuche unterstützt: Die blauen Blasen haben alle schon Fleischnahrung in sich, sie haben durch den öfters wiederholten Verdauungsprozeß sozusagen ihre enzymetrische Kraft an den vielen Leichen erschöpft und sich zur Ruhe begeben, den Rest der Gefangenen noch langsam verdauend. Im Anfang nun war es für das Verdauungsresultat wichtig, mit Hilfe der Benzoësäure die Bakterien, die mit den Tieren und an den Tieren haftend und mit dem sie umgebenden Wasser in die Blase gelangt waren, entweder zu vernichten oder doch in ihrer Entwicklung zu hemmen. Nachdem dies bei den, sagen wir ersten 3—5 Tieren durchgeführt

worden war, war auch dabei diese Säure aufgebraucht, zuvor stark verdünnt, und durch das nun hauptsächlich wirkende Enzym und das antiseptisch wirkende Öl ersetzt worden. Oder was auch noch diese Erscheinung erklären könnte: Die basischen[1]) Abbauprodukte der gefangenen Tiere neutralisieren die Säure allmählich. Versuche dazu ließen das Gesagte als erwiesen erscheinen. Das in einer Kulturschale eine Utricularis vulg. umgehende Wasser wurde mit einer feinen Pravazspritze in eine rotgefärbte, also noch nüchterne Blase eingespritzt; nach 24 Stunden konnte ich keine Spur von lebenden Bakterien in der Blase finden, Die Blasen wurden zu diesem Zwecke mit Wasser stark abgespült, dann mit sterilem Wasser nochmal fünfmal gewaschen, mit Alkohol befeuchtet, dieser angezündet oder über einer kleinen Flamme abgedampft und dann direkt auf dem Deckglas zerdrückt mittels einer zuvor geglühten Pinzette. Wenn überhaupt, konnte ich mit Gentianaviolett nur kleine Spuren von Bakterien (Stäbchen) nachweisen.

Der Hauptzweck der Säure ist nun erwiesenermaßen ihre stark antiseptische Wirkung. Sie, die Benzoësäure selbst wurde von mir auf folgende Weise nachgewiesen.

100 ccm meines reinen Saftes schüttelte ich siebenmal mit je 30 ccm Äther aus und dann mit Chloroform, ließ jedesmal die beiden Flüssigkeiten, Äther und Chloroform, mit Scheidetrichter ablaufen und dann bei gewöhnlicher Temperatur verdampfen und erhielt auf diese Weise einen kleinen, dickflüssigen Rückstand, der nach und nach kleine unvollkommene Kristalle anschießen ließ. Mehrere solcher Abdampfrückstände sammelte ich dann in einigen Tropfen Wasser und sublimierte die dickflüssige Masse, mit gereinigten Glasstückchen gemengt, genau nach Angabe A. Nestler's[2]). Dabei hatte ich die große Freude, dem Entdecker dieser Säure in den Vacciniumfrüchten O. Löw[3]) persönlich später noch einmal das Experiment vorführen zu können. Auch die Färbung mit $FeCl_3$ (Gelbfärbung) gelang vollkommen. Die sublimierten Kristalle hatten gleiche Gestalt, wie A. Nestler[4]) sie abbildet, doch hatten sie nicht die Größe. Nachdem die Sublimation beendet

1) NH_3 und Derivate, besonders aber ersteres in freiem Zustand, konnte ich nie in Blasen mit Tieren vollgepfropft nachweisen, obgleich das Neßlerreagens noch auf Verdünnungen von 1 : 10000000 Ausschlag zeigt.

2) A. Nestler, Ein einfaches Verfahren zum Nachweis der Benzoësäure in der Moos- und Preiselbeere. Ber. d. D. bot. Ges. 1909.

3) O. Löw, Journ. f. prakt. Chemie, Bd. XX.

4) Nach Anm. 6. A. Nestler (nach W. v. Genersich), Zeitschr. f. Untersuchung d. Nahr.- u. Genußmittel 1908, Bd. XVI, Heft 4.

war, schlugen sich bei weiterem Erhitzen auf einem ebenfalls gekühlten Uhrglas feine, stark lichtbrechende Tröpfchen nieder, von stark aromatischem Geruch und brennendem Geschmack. Bestrich ich damit eine Gelatineplatte mit Agar-Agarzusatz oder eine Nähr-Fleischsaft-Gelatineplatte und setzte sie der Luft aus, entwickelten sich keine Bakterien darauf, und eine Pilzkolonie auf einer Platte säumte ich mit diesem sublimierten Öl ein, die Kolonie blieb damit begrenzt. Leider war mit diesem Versuch auch schon die geringe Ausbeute an Öl völlig aufgebraucht. O. Löw und R. Aso [1]) fanden in Pinguiculablättern und Drüsen ebenfalls Benzoësäure, der Schmelzpunkt wurde zu 122° gefunden [2]). Da ich meine Bestimmung nur einmal ausführen konnte, wobei ich 123,2 konstatieren konnte, möchte ich dieses Resultat noch nicht für sicher angeben, denn die geringe Quantität meiner Ausbeute erlaubte keine weitere Kontrollbestimmung und Wiederholung, es muß diese Angabe vorerst die einzige bleiben. Wir hätten aber also nach Jost [3]) die Bedingungen gegeben, die Utricularia als typische Insektivore gelten lassen zu dürfen, denn sie vereint Säure mit einem proteolytischen Enzym, einem tryptischen. Ob die Säure als einzige Säure in der Blase sich findet, müssen spätere Versuche noch ergeben.

Darwin und später Goebel hatten Versuche angestellt mit halbierten Blasen von Utricularia. Bei meinen Versuchen mit halbierten Blasen machte ich die Beobachtung, daß nach kurzer Zeit eine reiche und üppige Bakterienflora und Pilzvegetation sich eingestellt hatten. Die in den Blasen fäulnishemmende Säure, die Benzoësäure, wird dabei von dem die halbierten Blasen allseits umspülenden Wasser allmählich aufgenommen, sowie auch der Zucker und Schleim in den Haaren, auf dem Widerlager und der Klappe. Die mit den Blasenhälften angestellten Ernährungsversuche mißlingen deshalb sehr leicht. Versuche bewiesen es. Eisenchlorid und Ferrosulfatlösung 1 : 1000 und 1 : 100 in die Blase, in die unverletzte Blase mit der Pravazspritze durch die unbeschädigte Klappe eingespritzt, wurden im Innern so sehr festgehalten, daß ein Nachweis von Eisen in Ferri- und Ferroform mit Ferro- und Ferricyankalium in dem die Blasen umgebenden, reinen destillierten Wasser nicht möglich war. So fest schließen die Klappen gegen das äußere Medium ab. Halbiert man die Blasen, so diffundiert

1) O. Löw u. R. Aso, Benzoësäure in Pinguicula vulgaris. Reprinted from the Bulletin of the college of agriculture Tokyo Imperial University 1907, Vol. VII, pag. 133.

2) Benzoësäure-Schmelzpunkt 120—121,4°.

3) Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie 1908, 2. Aufl., pag. 213—214.

gar leicht ihr Inhalt in das Wasser, außerdem sterben die Blasen und die Verdauungshaare im Innern desselben sehr bald ab.

Damit verlasse ich die Versuche mit dem Perkolat und dem wässerigen Blasensaft und wende mich zu einer anderen Reihe von Versuchen. Ich lasse nun die Blasen selbst verdauen, ihnen Verdauungsmaterial künstlich zuführend. Viel Neues ergaben die Versuche nicht, doch dürften manche Nebenerscheinungen dabei interessant sein.

Kräftige Vulgarisblasen wurden mit Lösungen von Eiweiß, Zucker, Diastase, Gummi, Asparagin, Leucin, Kreatin, Glycokoll, Harnstoff, Pepton, Milch, Fleischsaft, Käsewasser und Blut in Verdünnungen 1 : 100, 1 : 1000, 1 : 10 000 gefüttert, und zwar mit der Pravazspritze, mit der Vorsicht, daß keine, auch nicht die geringste, Verletzung der Klappe widerfuhr. Die Nadel der Spitze wurde rund geschliffen und stets peinlich gesäubert. Die Blasen, selbst einzeln an abgetrennten Teilblättchen (meist die Basalblasen und die zwei an Größe ihr nächst stehenden) belassen, wurden in Wasser unter dem Mikroskop liegend geimpft. Ein Tier nachahmend, wurde die Nadel, immer an dem Widerlager anliegend, langsam gegen die Klappe gedrückt und dann die Flüssigkeit mit kräftigem Druck eingeführt. Zunächst bestätigte sich die während einiger Tierfangbeobachtungen gemachten Wahrnehmungen, die nicht ohne Interesse sind. Ich darf wohl einen solchen Fang selbst schildern, da ich es nicht für uninteressant halte und es auch manches später noch Erwähnte bestätigt.

In eine Kultur von Vulgaris-Pflanzen brachte ich einen Fang von Wassertieren aus meinem Utricularia-Graben in Dachau, meist langgestreckte Larven und wurmartige Insekten. Eine 3 mm lange nüchterne Blase fing sich nun ein wurmartiges Insekt von 7,3 mm Länge (ähnliches bemerkte auch schon Goebel in „Biol. Schilderungen“ mit Abb.). Mit sichtlicher Begierde schob sich das Tier durch die Klappe, wand sich weiter gegen das Widerlager und ins Innere, dabei bog sich die Klappe soweit nach innen, daß gerade die Wölbung der Klappe mit der Rundung des Rückens des Tieres übereinstimmte. Mit großem Behagen anscheinend glitt das Tier der Seite des Widerlagers entlang und hatte den Leib schon zur Hälfte in der Blase, ohne auch nur einen Versuch, wieder nach rückwärts zu kommen, auszuführen. Deutlich sah ich dann, wie die Widerlagerhaare Schleim sezernierten und wie von der Klappe aus, an der Stelle, wo die vier langen Borstenhaare stehen, das Rot der nüchternen Blase allmählich in ein tiefes Blau sich verwandelte. Erst als dann das Tier nach 4 Stunden in der Blase glücklich gelandet war, fing es lebhaft an, sich zu winden und

anscheinend nach einem Ausgang zu suchen: doch die Klappe, wie es schien, die großen Haare unten am Klappenrand hatten soviel Schleim (vielleicht durch den Reiz des Berührens) produziert, daß die Klappe direkt wie verkittet am Widerlager auflag, ohne nur im geringsten nach außen aufzuschlagen (mit Tusch- und Ruthenrot konnte ich diesen starken Schleimverschluß der Klappe deutlich nachweisen). 5 Stunden hatte das gefangene Tier noch gelebt, dann wurden die Bewegungen, wie es schien, sehr mühsam ausgeführt, und bald trat vollständige Leblosigkeit ein. Bis dahin hatte sich auch das Rot der nüchternen Blase in ein lichtes Blau umgewandelt. Ich möchte hauptsächlich das Blauwerden während des Fangs hervorheben, weil ich das gleiche auch bei künstlicher Spritzenfütterung bemerkte. Nach $2^1/_2$ Tagen konnte ich das Tier, das ganz weich und leicht zerbrechlich war, mit Benzochinonzusatz deutlich rot säumen: mit Jod, Millonreagens, ferner nur noch mit Anilinblau traten Färbungen auf: Jod, dunkelgelbe Haare; Millon matte Rosafärbung eines Teiles des Tieres; mit Anilinblau plötzliches Blauwerden der das Tier umgebenden Balkenhaare. Alle anderen Chemikalien, es waren deren 37, hatten keinen Erfolg.

Nach dieser ziemlich langen Abweichung von den Spritzenexperimenten möchte ich diese wieder weiter verfolgen. Zucker, überhaupt mehrwertige Alkohole hatten keinen Erfolg gezeitigt. Die Blasen gingen bald zugrunde. An zweien war jedoch die Antenne ganz besonders ergrünt, was sonst nicht der Fall ist in der Natur. Besser ertragen wurde schon Asparagin, denn erst nach 9 Stunden bleichten die Blasen, nicht ohne in ihrer Achsel neue Blasen hervorgebracht und dem Blättchen ganz besonders gute Nahrungsstoffe zugeführt zu haben: denn solch ein Blatt trieb, nachdem die drei Blasen schon verbleicht waren, maximal 11 Adventivsprosse. Milch und Molken, sowie auch Käsewasser erzeugten in den Verdauungshaaren jene braunen, körnigen Massen, die schon Darwin in seiner Arbeit über insektenfressende Pflanzen erwähnt. Diese braungelben Körner, die sich übrigens nach jeder starken Fütterung in den Balkenhaaren einstellen, sind ein Zeichen von Überfütterung der Blasenhaare. Treten sie zuerst auf und spritzt man dann steriles Wasser in die Blase, verschwinden sie nach 4 Tagen wieder; läßt man sie jedoch einen oder zwei Tage weiter bestehen, so ist das Plasma schon so weit krank, daß diese Körnererscheinung dann unbedingt zum Tode der Blase führt. Goebel hielt sie (die Körnererscheinung) ebenfalls für eine Krankheitserscheinung, ja überhaupt einer Giftwirkung gleich: Einspritzungen von Zinksulfat, Bleikarbonat, Mangansulfat, Kaliumnitrat, Sublimat in Verdünnung von

1:100000 und 1:500000 bringen nämlich gleiche Körnerbildung hervor. Also haben wir hier wirklich eine Giftwirkung vor uns, gleichbedeutend mit der Wirkung von Übersättigung. Indol- und Skatollösungen in 1:500000 Lösung haben ähnliche Erscheinungen hervorgebracht, ebenso auch H_2S-Verdünnungen. Damit ist auch die irrige Ansicht Darwins, als handelte es sich um Ernährungs- und Verdauerfolge, berichtigt.

Am besten wurde Fleischsaft absorbiert. Das rohe Fleisch hatte ich gewaschen, mit sterilem Wasser geschüttelt und dann die Lösung eingespritzt. Die Ernährung war eine sehr energische, denn die Blase starb stets nach 2—5 Tagen infolge Nahrungsüberschuß und besonders an Eiweiß. Die Balkenhaare schrumpften nach dem 3. Tag, enthielten eine Menge Fett- und Öltropfen (beobachtete auch Goebel, Biol. Schilder.) und, was ganz besonders interessant ist dabei, enthielten einen äußerst schnell sich um seine Achse drehenden Kristall. Jeder Balken enthielt je einen Kristall, der oft Kreuzesform hatte, dann wieder balkenförmig, auch den Drüsenkristallen ähnlich aufgebaut, resp. zusammengesetzt war. Nach 2 Tagen stets war der Kristall verschwunden, auch nach Zusatz von Kalilauge war er gleichfalls nicht mehr zu sehen. Kein Mittel außer Jod in Substanz konnte ich finden, diese Kristalle zu färben, deren Größe etwa dem 3. Teil der Breite eines Haarbalkens gleichkommt. Jod färbte die Kristallränder in einer halben Stunde gelb. Ich halte sie für Eiweißkristalle, die aus dem Überschuß von Eiweiß, durch die künstliche Fleischnahrung zugeführt, auskristallisiert waren. Nachdem ich dann den Saft noch auf $^1/_{1000}$ verdünnt hatte und dann einspritzte, trat der Kristall nicht mehr in jedem Haarbalken auf, und die Blasen selbst blieben nun auch schon 5 Tage am Leben, ergrünten reichlich, auch die Antennen ergrünten sichtlich und verbreiterten sich merklich. Alle aber mit Fleischsaft genährten Blasen und die sie tragenden Blättchen wuchsen ganz außergewöhnlich schnell, produzierten eine Menge Adventivsprosse und Doppelblasen, auf die ich später noch ganz besonders zu sprechen kommen werde.

Mit der gleichen Spritze, mit der ich die verschiedenen Flüssigkeiten in die Blase eingespritzt hatte, nahm ich auch Saftproben heraus, um diesen reinsten Blasensaft auch noch ohne jede andere Zutat, auch ohne Wasser, untersuchen zu können.

Es war dies eine recht mühsame und zeitraubende Arbeit, denn jedem Kolbenhub der Spritze entsprach ein kleines Flüssigkeitsbläschen, das zusammengefallen in sich auf dem Objektträger nur einen feuchten Belag ausmachte. Ich entnahm solche Saftproben mit obigen Nähr-

mitteln gefütterten Blasen und auch auf natürliche Weise gut genährten Blasen der Spez. intermedia, sie sind ziemlich hell und daher gut für diese Experimente zu gebrauchen, besonders die der sog. Schlammsprosse oder Blasensprosse. Das Resultat von 5 Tropfen solcher Flüssigkeit entsprach dem Inhalt von 150 Blasen von einem Durchmesser von 3,5—4 und 4,5 mm. Die Chinonsalze gaben nur schwache Farberscheinungen, aber keine ausgeprägte Reaktion. Die Biuretreaktion fiel schon besser aus, ein roter Hof umsäumte die kleinen Flüssigkeitsmengen, mit denen ich arbeiten konnte. Diphenylaminschwefelsäure färbte sich blau und dann etwas violett, eine Reaktion, die viermal auftrat. Ein solcher kostbarer Tropfen wurde auch wiederum auf Nährgelatine übertragen und hatte eine gleiche Erscheinung wie oben schon angeführt hervorgerufen: die Gelatine wurde ziemlich energisch innerhalb 2 Tagen verflüssigt.

Auch zerdrückte ich noch von außen sterilisierte, mit Wasser, Alkohol und Sublimat 1 : 1000 gewaschene Blasen unter möglichster Vorsicht direkt auf einer Gelatineplatte mehreremale, und stets hatte ich den Beweis einer sehr armen und kärglichen Bakterienkultur, den Beweis auch für die richtige Annahme und Behauptung Goebels, daß Mikroorganismen die Zerlegung der gefangenen Tiere in der Blase nicht übernommen haben, sondern daß das Vorkommen von Bakterien in den Blasen (den lebenden, verdauenden Blasen) nur auf Zufälligkeit beruht, daß also nur durch die Manipulationen selbst Bakterien in die Blase gelangen können. Kranke und bleiche, überfütterte und mit einem Klappendefekt versehene Blasen (was man öfter beobachten kann) strotzen dagegen von Bakterien und Vertretern niederer Tierwelt.

Damit möchte ich dieses schwierige Kapitel der Verdauungserscheinungen schließen, das Kapitel, das wohl die meiste Zeit und die größte Mühe beanspruchte, doch immerhin einige Resultate zeitigte[1]), Resultate, die spätere Arbeiten, Kontrollen und neue Untersuchungen erst vervollständigen müssen. Bevor ich den chemischen Teil der Arbeit ganz verlasse, mögen zwei Reaktionen noch erwähnt sein, die mit der Verdauung nichts gemeinsam haben, aber doch auch nicht uninteressant sein mögen. Wie schon oben berichtet, fand sich im Saft mit Glyzerin und in dem mit Wasser auf Fehling-Lösung hin Zucker. Wurde der Saft zuvor mit 1 %iger HCl gekocht, so war die

1) Cl. Fermi, Zentralbl. f. Bakt. II, 1899, Bd, V, pag. 24.
C. Eijkmann, Zentralbl. f. Bakt. I, 1901, Bd. XXIX.
Vines, Annales of Botany 1903, Vol. XVII, pag. 237.
Tischutkin, Bot. Zentralbl. 1892, pag. 303 ff.

Ausbeute bedeutend größer. Wo steckte nun dieser Zuckergehalt? Wie vermutet, mußte dieser Zucker doch nur irgendeine Anlockung sein für die Tiere. Ich schnitt den Teil der Blase heraus, der zwischen Widerlager und Klappenmitte liegt, also den Eingang zum Widerlager, die Mundwinkel und den unteren Klappenrand. Je 50 Blasen bildeten die Ausbeute für eine Probe. In der Tat fand sich gerade hier viel Zucker und noch mehr Schleim, ganz natürlich, denn es ist dies ja doch die Gegend des Blaseneingangs, wo die Tiere am meisten und kräftigsten angelockt werden müssen, um sie für den hungrigen Magen zu fangen. Die Haare dieser Gegend sind also nicht, wie Darwin glaubte, dazu vorhanden, den aus der Klappe entweichenden wertvollen Stoff, den Blasensaft samt Inhalt für die Blase zu retten, zu absorbieren, sondern, um den Raub damit anzulocken und zur Klappe zu führen. Eine weitere Reaktion ist die mit Vanillinsalzsäure auf Phlorogluzin. Legte ich junge Sproßstücke oder junge Infloreszenzen in diese Lösung, so färbten sie sich schon nach 3 Minuten schön und kräftig rot. Nach 7 Stunden war die Lösung ebenfalls rot geworden und schon in violett übergegangen. Es lag also ein starker Gehalt dieser Pflanzenteile an Phlorogluzin vor. Mit Fe SO_4 bei Luftzutritt erhielt ich ebenfalls eine deutliche Reaktion mit diesen Pflanzenteilen (Gerbstoffe)[1]). Bevor ich zum zweiten großen Kapitel übergehe, möchte ich nochmal hervorheben, daß neben den vielen negativ bis jetzt verlaufenen Resultaten sich auch solche positiver Natur finden: 1. das Ergebnis einer wirklichen Verdauungsfähigkeit der gefangenen Organismen (neben Tieren die ja die Hauptsache für diese Art Pflanzen sind, findet man oft ziemlich viele Algen, Diatomeen, Desmidieen usw. in den Blasen) und 2. das Vorhandensein einer organischen Säure, der Benzoësäure.

Experimenteller Teil, spezielle Kulturversuche.

Ich wende mich dem 2. Kapitel meiner Arbeit, dem Abschnitt über Kulturversuche zu und beginne mit den Kulturen zur Aufzucht von Utricularien im Treibhaus im warmen Wasser. Wie Goebel u. a. hervorhebt (Biolog. Schilderungen, pag. 173, II. Teil): „Dabei ist indes zu beachten, wie groß die Schwierigkeit bei den kleinen Blasen ist; zudem gehören die Wasser-Utricularien, die allein sich zur Fütterung eignen, nicht gerade zu den leicht zu ziehenden Pflanzen; sie werden in der Kultur leicht bald abnorm“) ist die Innenkultur ziemlich schwer und es galt nun zuerst, eine geeignete Nährlösung für die Utricularien

1) Löw u. Bokorny, Über das Verhalten von Pflanzenzellen zu stark verdünnter alkalischer Silberlösung. Bot. Zentralbl. 1889, pag. 370, Anm.

zu finden. Im Pfrillensee bei Kufstein, sowie in einigen Gräben bei Wolfratshausen fand ich Vulgaris-Exemplare, die nur eine oder zwei Blasen an den einzelnen Teilblättchen hatten und gelblich gefärbt waren. Was konnte wohl hierzu der Grund sein? Dazu kam, daß ich bald darauf in zwei Tümpeln bei Freising vollständig ausgebildete, nur gegeringe Blasen tragende Vulgaris-Exemplare fand, die bei einer Länge von 1,95 m keine Spur von Blütenansatz zeigten.

Ich begann nun Winterknospen von allen mir zugänglichen Arten unsrer einheimischen Vertreter unter allen möglichen Verhältnissen zu kultivieren: In warmem und kaltem Brunnen-, Regen- und destilliertem Wasser, in allen möglichen Nährlösungen und Einzellösungen, in Licht und Dunkelheit, in Wasser und Luft. Dabei zeigten sich ganz interessante, die Ernährung der seltsamen Gattung einigermaßen erklärende Erscheinungen. Meister[1]) hält in seiner Arbeit die der Vulgaris so sehr verwandte Art Neglecta überhaupt nur für eine Warmwasserform von Vulgaris. Ich kultivierte zwei Vegetationsperioden hindurch Winterknospen von Neglecta und Vulgaris vom ersten Blatt der Knospe bis zur Blüte, keinerlei Neubildungen oder Bildungsabweichungen konnte ich jedoch beobachten: die Vulgaris blieb eine Vulgaris, blühte früher als sonst, trug jedoch Blasen und Blätter und Blüten genau gebaut wie zuvor. Ich möchte schon jetzt bemerken, daß ich, der Einfachheit und dem Allgemeinverständnis Rechnung tragend, die Blätter im Sinne Goebel's (Biolog. Schild. und besonders Organographie, pag. 444) mit dem Ausdruck „Sprosse" bezeichnen und von Sprossen folglich reden werde, wobei jedoch immer die Blätter der Utricularia gemeint sind. Schlammsprosse von Intermedia sind ja eigentlich, z. B. wie Goebel eingehend beweist und bespricht und Glück nochmals bestätigt, keine Sprosse, sondern „Blattwurzeln"; nach Goebel[2]).

Auch Intermedia blieb dieselbe Spezies, hatte also keine Blasen am Assimilationssproß ausgebildet, wodurch sie eine solche der ihr nahe verwandten Ochroleuca geworden wäre. Die Kultur im laufenden Leitungswasser bei einer Durchschnittstemperatur von 6° C hatte bedeutende Veränderungen zur Folge. Die Blasenbildung nahm um die Hälfte

1) Meister, Beiträge zur Kenntnis der europäischen Arten von Utricularia Mémoires de l'Herbier Boissier, 12, 1900.

2) W. O. Focke fand bei Bremen Vulgaris ohne Blasen. Focke glaubte zuerst an einen Bastard, fand aber keine Beweise hierfür. Jedenfalls handelt es sich auch hier um kalte Quellen und einen kieselhaltigen Untergrund. Schlechte Ernährung mit Temperaturerniedrigung gibt Exemplare ohne Blasen. Abhandlungen des naturwissensch. Vereins Bremen, 1893, Bd. XII.

ab bei Vulgaris, bei Intermedia unterblieb die Ausbildung von Schlamm- oder Blasensprossen wie auch bei Minor. Blütenbildung war niemals zu beobachten. Sollten kalte Quellen dasselbe bewirken? Ich suchte nach an den oben bezeichneten Standorten blasenarmer Arten und fand meine Vermutung bestätigt.

Darauf vertauschte ich nun Leitungswasser mit destilliertem und auch mit Regenwasser und fand zu meinem Erstaunen volkommen blasenlose Sprosse von Vulgaris und Neglecta vor. Auf den ersten Blick konnte man diese Gebilde für Myriophyllum proserpinacoides halten, denn selbst die große Basalblase war nicht einmal ausgebildet worden. Innerhalb 14 Tagen betrug der Gesamtzuwachs im Mittel 10 cm. Die Intermedia als Vertreterin der blasenlosen, getrennt-blättrigen resp. -sprossigen Art hatte Wasserblätter, schmal und tiefgespalten, sonst aber das Aussehen einer Forma terrestris Glück Gute Ernährung hat also Blasenbildung zur Folge. Blasenlose Exemplare sind stets Hungerformen und deshalb blasen- und blütenlos. Eine weitere Frage: Ist Utricularia kalkfeind? Minor fand ich oft zusammen mit direkt kalkholden Pflanzen, während Vulgaris und Neglecta schon weniger kalkhaltiges Wasser liebt. Mg und Phosphate sind zur Blasenbildung unbedingt notwendig, denn sobald diese beiden Elemente in der Lösung fehlten, waren nur kleine, unscheinbare Blasen gebildet worden. Eisen können sie in großer Menge ertragen, kann man doch oft genug Minor, Vulgaris und Intermedia direkt in Ockergräben finden. Ein Fehlen von Kalium in der Lösung macht ein Zurückgehen der ganzen Pflanze deutlich bemerkbar. Stickstoff führte ich als Nitrat und als Ammonsalz zu, doch scheint Nitratlösung $^1/_{1000}$, $^1/_{10\,000}$ noch direkt wie Gift zu wirken, worauf die Pflanze mit Gelbwerden reagiert. Phosphorsaures Ammon scheint eine äußerst günstige P- und N-Quelle zu sein, der Zuwachs betrug in 8 Tagen 14 cm bei normaler Blasenbildung. Nach allen meinen Versuchen dürfte folgende Nährlösung[1]) der Utricularia am zuträglichsten sein:

1,0 $Ca_3(PO_4)$,
1,0 Ferrophosphat,
2,0 $MgSO_4$,
5,0 Kaliumnitrat,
2,0 $(NH_4)NO_3$,
1,0 $(NH_4)H_2PO_4$ in Verdünnung 1:5000.

1) Es erreicht diese Nährlösung so ziemlich die höchsten Anforderungen an Nahrungszufuhr, die eine Pflanze verlangt. Das Nahrungsbedürfnis weicht doch sehr ab von der neuen ernährungs-physiologischen Arbeit von A. Andreesen, Flora 1909, Bd. 99, Heft 4.

Dazu einige Stückchen Torfmull und die Ausbeute von ungefähr $^1/_2$ Liter filtriertem Torfwasser. Eine Zugabe von einem Gramm Thymol oder mit geschmolzenem Naphthalin getränkter Kohle ist besonders zur Abhaltung von allzu üppiger Bakterienflora notwendig.

Vom kalten Leitungswasser bis zur Temperatur von 22°, dem Optimum, und bis zum Maximum von 38° habe ich mit und ohne Nährsalzzugabe Utricularien als Wasserkulturen gezogen. Das Maximum bei 38° hielten 10 cm lange kräftige Vulgarissprosse aus, auch Winterknospen, in diesem Wasser gehalten, streckten sich sehr bald ohne Krankheitserscheinungen zu zeigen. Bei 40° trat nach 2 Tagen Gelbfärbung der Blätter und dann allgemeiner Zerfall der Versuchsobjekte auf. Es sei diese Mitteilung ein Gegenstück zu den Einfrierungsversuchen Glücks, die ein überraschendes Resultat zeitigten (Glück, II, 1906, pag. 175).

Ferner wollte ich Vulgaris und Neglecta außer ihrem Medium, dem Wasser, ziehen und hing sie in einem Glaszylinder mit Deckel an einem Faden auf; auf dem Boden des Gefäßes befand sich etwa $^1/_2$ l Wasser; dann band ich ebensolche Sprosse in Röhren von Filtrierpapier ein, die wiederum in einem Glaszylinder mit Wasser hingen; schließlich band ich auch noch 20 cm lange kräftige Vulgaris- und Neglectasprosse auf Torfstücke fest, die genau bis zum Rand in Wasser lagen, die Pflanze also noch im wasserdampfgeschwängertem Raum sich befand; alle 3 Versuche endeten mit dem Tod der betreffenden Objekte.

Turionen und junge 5 cm lange Sprosse von Intermedia und Minor behandelte ich ebenso, sie blieben zwar frisch im Zylinderglas mit Wasser und auch in den Filtrierpapierröhrchen, doch trat bald Turionenbildung ein. Auf Torf wuchsen beide sehr gut weiter. Noch weiter ging ich dann im Entzug von Wasser und bestrich Glasplatten mit Lehm und Humus, auch bestreute ich solche mit Torfmull, legte darauf Winterknospen von Intermedia und Minor und brachte beides in eine kleine feuchte Kammer, einmal des Tages auch die erdige Unterlage mit ein paar Tropfen Wasser besprengend. Nach 14 Tagen keimten die Turionen, nach 67 Tagen hatten die Sprosse 14 und 8 Blättchen gebildet, ohne Schlammsproß und ohne Blütenanlage natürlich. Aber was sah ich zu meinem nicht geringen Erstaunen: auf den Blättchen der Minor hatten sich überall, selbst auf den jüngsten und kleinsten Blasen gebildet. Es läßt sich dies so erklären: obgleich diese Pflänzchen nur 2—3 cm lang waren, also typische Hungerformen der noch dazu selbst schon nicht ganz normalen Forma terrestris Glück vorstellten, und Hungerform gleichzeitig mit Blasenlosigkeit einhergeht, so

waren die Blasen nur aus den in den Turionenblättchen enthaltenen Nähr- und Reservestoffen wie Eiweiß. Zucker, Stärke gebildet worden. Beim Weiterwachsen dieser Zwerge tritt dann später die Blasenbildung zurück, weil dann die noch übrigen Reservestoffe und Assimilate zur Bildung der neuen Winterknospe Verwendung finden. Dazu möchte ich noch erwähnen, daß ich fast gleichzeitig mit diesen Kulturen im trockenen Sommer 1908 auf den ausgedehnten, ausgetrockneten Torfmooren von Endorf, am Chiemsee und in der Gegend des Langbürgnersees fast gleich reduzierte Pflanzen von Intermedia und Minor vorfand. Sie hatten die reduzierte Forma terrestris Glück gebildet ohne Schlammsproß und Infloreszenz. 3,7 cm Länge war das Mittelmaß, Blasen waren keine an den Pflänzchen, dagegen Spaltöffnungen sowohl an Minor- wie auch an Intermediablättern. Die Spaltöffnungen waren auch durch Kultur der Minor und Intermedia auf der Glasplatte mit Lehm usw. entstanden. Ich zählte 37 Spaltöffnungen an einem Landblatt von Intermedia.

Dem Wasserleben durchaus angepaßt sind demnach Vulgaris und Neglecta, während die übrigen einheimischen Arten, denn um solche handelt es sich ja bei allen noch besprochenen Kulturen, eine direkte Wasserbespülung entbehren können und die Forma terrestris Glück bilden. Äußerst reduzierte Landformen nehmen Spaltöffnungen an und bilden vor ihrem Untergang noch Winterknospen. Zum guten Gedeihen der Utricularien ist auch unbedingt starker Lichtgenuß nötig. Nach Jost[1]) sind ja die Utricularien typische autotrophe Pflanzen, und vermöge ihres Chlorophyllreichtums sind sie imstande, mittels der reichen CO_2-Quelle in ihren zahlreichen Assimilationsorganen ihre große Lebensenergie daraus zu schöpfen. Längere Zeit hindurch beschattete Pflanzen kommen nicht zur Blüte, und ein Ausschluß auf 7 Tage vom Lichtgenuß führt ihren sicheren Tod herbei.

10 cm lange Vulgarissprosse zog ich in einem 90 cm hohen Glaszylinder mit schwarzem Papier verdunkelt und fand nach 5 Tagen eine bedeutende Streckung der Internodien vor. Da der Zylinder oben ebenfalls bis auf eine kleine Öffnung verschlossen worden war, strebte die Pflanze eben der einzigen Lichtquelle entgegen. Dabei hatte eine Blasenbildung nicht mehr stattgefunden. Nach weiteren 4 Tagen war die Pflanze tot. Einen weiteren Sproß zog ich unter gleichen Bedingungen zuerst in die Höhe, dann verdunkelte ich oben den Zylinder vollständig und ließ dafür an der einen Seite etwas unterhalb der Mitte

1) Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.

der Sproßhöhe Licht hereintreten; nach 8 Tagen hatte sich der Sproß hackenförmig nach der Lichtquelle hingebogen; damit hatte er aber auch seine ganze Kraft noch aufgebraucht und ging ebenfalls zugrunde. Intermediasprosse kultivierte ich ferner auf Torf, ringsum mit Wasser umgeben, aber nicht bespült, und glaubte durch Verdunkelung der Assimilationssprosse derselben Schlamm- oder Blasensprosse daraus umbilden zu können. Es gelang niemals. Wohl aber glückte es mir bei der umgekehrt erfolgten Kulturprobe die Schlammsprosse in Wasser- oder Assimilationssprosse umzuwandeln. Auch ließ ich kräftige Blasensprosse von Intermedia und Minor von 22 und 20 cm Länge durch Bambusröhrchen oder, was denselben Zweck hatte, durch schwarz gefärbte Glaszylinder wachsen; solange sie in der Röhre unter Ausschluß von Licht kultiviert worden waren, blieben sie Schlammsprosse, sobald sie aber ans Licht kamen, wurden sie Assimilationssprosse und trieben dann statt der Blasen Blätter. Nur bei zwei Exemplaren konnte ich nach langem Versuchen die in assimilierende Sprosse umgewandelten Schlammsprosse wieder durch Einleiten in Bambusröhrchen zu blasentragende umbilden. Alle diese Ausschläge hatte also das Licht resp. der Lichtmangel hervorgerufen. Nach Beobachtungen in der Natur mußte auch noch ein anderer Faktor richtungsbestimmend auf das Wachstum dieser merkwürdigen Gewächse einwirken[1]).

Starke, wohlgenährte Sprosse von Vulgaris hing ich senkrecht in hohe Glaszylinder mit der Spitze nach oben und dann welche wieder nach unten. Es zeigte sich, daß jedesmal das Wachstum nach oben und unten eingestellt wurde und Seitensprosse entstanden, die rechtwinklig zum Hauptsproß weiterwuchsen. Kultivierte ich solche 30 cm lange Sprosse unter gleichen Bedingungen im Dunkeln, so trat eine ähnliche Wachstumsänderung ein, ich konnte diese doch nicht länger beobachten, denn der Lichtmangel zerstörte sehr bald die Pflanze überhaupt. Auch im Freien im Dachauer Moor hatte ich Vulgarissprosse an Phragmites senkrecht festgebunden; sie wuchsen alle mit den Seitensprossen, die sie gebildet hatten, wagerecht weiter. Nur einige, un-

1) Zuvor noch eine kleine Bemerkung! Kräftige Sproßspitzen von Vulgaris hing ich in Zylinder mit reinstem destillierten Wasser und einer Zugabe von 0,05 Phenolphthaleïn. Nach 7stündiger starker Belichtung war die Flüssigkeit leuchtend rot geworden. Woher diese Erscheinung? O. Löw in Flora 1893 (zuvor beobachtet von Pfeffer, Untersuch. d. bot. Inst. Tübingen, Bd. II, pag. 475 und von C. Hassack, der der Entdecker dieser Erscheinung ist) fand als Ursache eine Art Arabinsäure, gebunden an Kalk. Auch ich bekam beim Eindampfen 10 solcher Proben ein feines, weißes Kristallpulver, das auch deutlich alle Reaktionen von Ca zeigte, doch die Säure ließ sich nicht finden.

gefähr 7 % der Kulturen, hatten die Vegetationsspitze selbst nach der Horizontalen hin gebogen, sodann weiter wachsend, dem Lichtgenuß und der geotropischen Einwirkung folgend.

Junge Turionen von Intermedia und Minor ließ ich bei günstigen Wachstumsverhältnissen einen Schlammsproß ausbilden und legte sie dann, auf Torfplatten geheftet, auf die andere Seite, die Spitzen der Schlammsprosse nach oben gekehrt; nach weiteren 5 Tagen hatten die Sprosse sich stark hakenförmig krümmend nach unten gebogen. Auch bei Dunkelkultur trat gleiche Erscheinung ein. Nach Ausschluß von Licht haben wir als richtende Kraft den positiven Geotropismus hier vor uns, der das Abwärtswachsen der Schlammsprosse beider Arten bedingt.

Blütenstandsachsen, die ich senkrecht, mit einem Bleigewicht beschwert, nach unten in tiefes Wasser gesenkt hatte, waren nach $2^1/_2$ Tagen wieder mit ihrer Spitze an der Oberfläche, nachdem sie sich um 37 cm gestreckt hatten. Bei den Dunkelkulturen starben jedesmal die Infloreszenzstiele ab, oft schon nach $1^1/_2$ und 3 Tagen, so daß ich diese Versuche abbrechen mußte. Eine Doppelwirkung von Heliotropismus und Geotropismus läßt die Utricularien die Wachstumsrichtung einhalten, die wir bei der einen Gruppe stets horizontal finden (Vulgaris — Neglecta), bei der anderen Gruppe, der zweisprossigen, horizontal (Assimilationssprosse) und senkrecht nach unten (Schlammsprosse).

Die Versuche mit Licht und Dunkelheit sind noch nicht abgeschlossen, ich werde die eigentümliche Wachstumserscheinung noch weiter verfolgen. Ich möchte weiter eine Versuchsreihe besprechen, die sich mit der Umbildung der Blütenstände, der Seitenblüten und der Schuppen (Infloreszenzschuppen) befaßt. Verdunkelungen von ganz jungen Blütenständen (2—5 mm hoch) hatten keinen Erfolg, sie faulten nach 4 Tagen. Eine gleiche Erscheinung übrigens, wie auch die Versuche mit dem Bleigewicht zeigten. Darauf schnitt ich Intermedia- und Vulgaris-, Minor- und Neglectainfloreszenzen ab (sie hatten ungefähr eine Länge von 15—10 cm), tauchte die Schnittfläche sofort in Gypsbrei, steckte sie in eine Torfplatte, die ich als Verschluß zu einem mit Nährlösung angefüllten, 4 Liter fassenden Glaszylinder verwendete. Die Blütenstände waren also vollständig unter Wasser in destilliertem Wasser sowohl, wie auch in obiger Nährlösung 1:5000 4 Tage lang bei 20° kultiviert. Nach dieser Zeit war schon die Hälfte der ganzen Kultur gefault, und meine Hoffnung auf Erfolg war beim zweiten und dritten wiederholten Versuch ziemlich gering, als bei einer Wasserkultur nach 7 Tagen bei drei Exemplaren von Neglecta an den untersten Infloreszenzschuppen wirklich grüne Sprosse hervortraten: nach

17 Tagen hatten alle Arten, die ich in Kultur genommen, Assimilationssprosse aus den Achseln der Schuppen getrieben. Diese Seitensprosse trugen auch ganz normal Blasen, nur die der Intermedia und Minor sogar die differenzierten Sprosse. Auch die Schuppen von Neglecta ganz besonders häufig hatten solche anormale Blattgebilde erzeugt, wie (Glück[1]) in seinen ersten beiden Tafeln abbildet, halb Blatt (Wasserblatt),

Fig. 1. Drei abgeschnittene, unter Wasser mit Nährsalzzugabe kultivierte Infloreszenzen von Utr. intermedia. Diese haben aus der Achsel ihrer Infloreszenzschnitte neue Seitensprosse mit deutlich ausgebildeten Schlamm- und Wassersprossen entstehen lassen.

halb Schuppe vorstellend. Die Minor neigte dabei ganz besonders zu solchen Bildungsabweichungen, und zweimal bekam ich sogar Blütenmißbildungen mit Kelchblatteilungen und verkürzter Unterlippe an den alten, als Knospen noch in Kultur genommenen Blüten. Die Kraft

1) H. Glück, Biolog. und morpholog. Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse, II. Teil, Jena 1906.

und Fülle dieser oben erwähnten Seitensprosse aber war ganz ungeheuer: aus der Achsel einer Infloreszenzschuppe von Intermedia z. B. hatte ich aus der unteren Schuppe 9, aus der oberen 11 Seitensprosse erzielt. Eine Schuppe von Vulgaris deckte 17, eine andere 19 Seitensprosse an ihrer Basis (Fig. 3 *a* u. 3 *b*). Bei Minor waren es im Maximum stets nur 7–8; dabei waren diese Seitensprosse meist noch unten verbändert und erzeugten kräftige Assimilationsorgane und Blasen (Fig. 4). Alle drei Erscheinungen lassen auf recht gute Ernährung schließen. Diese eigentümlich, in so großer Anzahl der Achsel der Schuppe entsprungenen Seitensprosse sind als solche an der Basis des Vegetationspunktes entstanden, der unter normalen Bedingungen zu einer Seitenblüte werden sollte, nun aber in seiner Entwicklung gehemmt, diese Seitensprosse weiterwachsen ließ. Nicht so kräftige, doch gleich viel solcher Seitensprosse konnte ich auch an abgeschnittenen Blütenständen von Minor, Intermedia, Neglecta, Vulgaris erzielen, die nur eine Länge von 7—20 mm hatten; auch hier entwickelten sich bis zu 16 Seitensprosse [1]). Glück zählt einzelne Fälle auf, die von besonderem morphologischen Interesse sind, wobei die Infloreszenzschuppe zum Teil oder ganz zu einem Wasserblatt geworden war (Fig. 5) und auch sonstige Bildungsabweichungen (Fig. 6 *a*, *b*). Bei Neglecta, wie oben schon erwähnt, fand ich diese Erscheinungen häufig bis zu sieben an einer Infloreszenzachse, und es gelang mir fast jedesmal, wenn ich diese Blütenstände an der Spitze mit Bleirollen beschwerte und senkrecht nach unten in tiefes Wasser wachsen ließ.

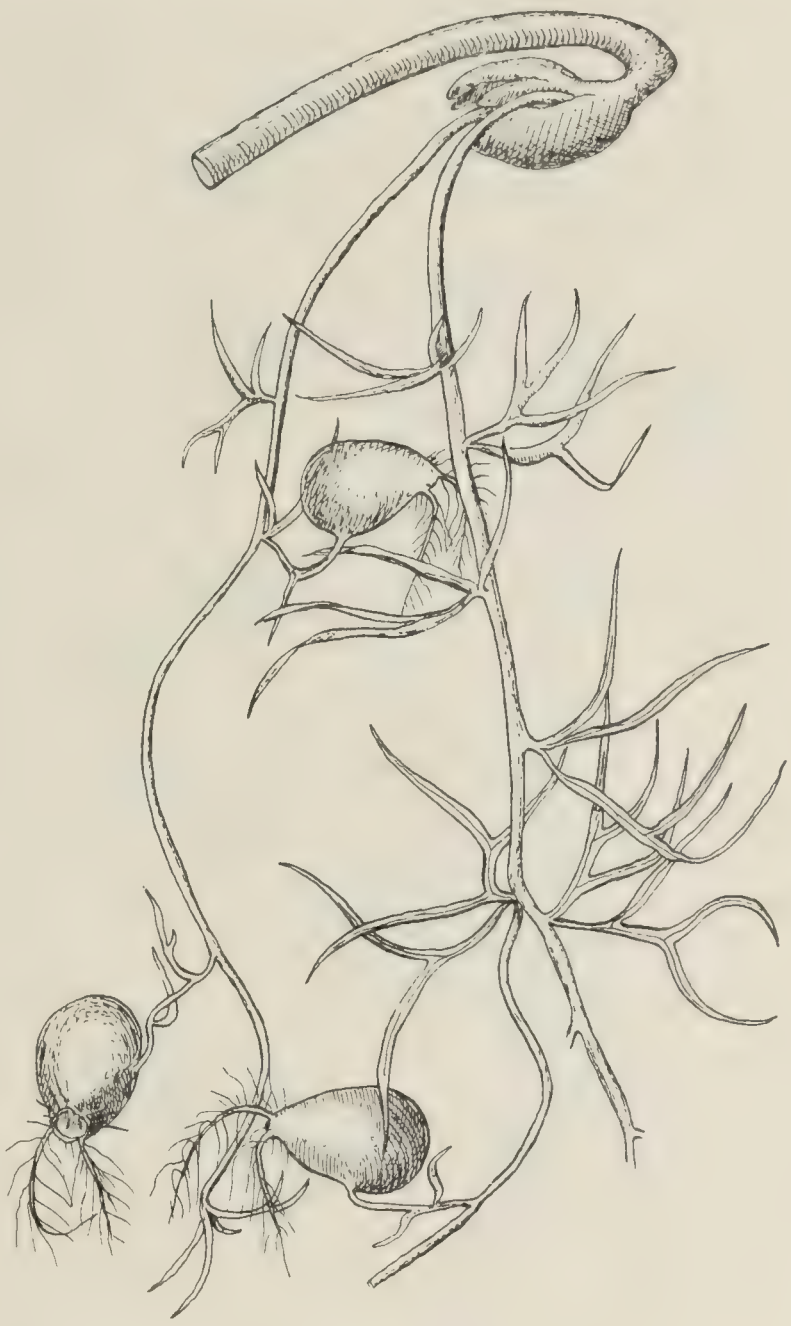


Fig. 2. Alte Intermedia-Infloreszenz. Aus der Achsel der Deckschuppe entspringen zwei kräftige Seitensprosse. Unter Wasser 54 Tage auf Torf kultiviert.

1) Glück a. a. O., Tafel I, Fig. 5 *a*, *b*; Tafel I, Fig. 2, 4.

Man kann dabei auch alle Übergänge erzeugen, auch Vulgaris und Minor boten bei dieser Kulturmethode gleiche Resultate. Das beste, ja ich darf sagen, eine ganze Sammlung von allen möglichen Umbildungen dieser Art an einer Pflanze erhielt ich durch Kultur einer Hungerform von Minor, über die ich einen mit Nährlösung (wie oben)

Fig. 3 *a*. Kräftige Utr. vulg. - Infloreszenz mit zahlreichen Seitentrieben nach 47 tägiger Kultur unter Wasser auf Torf und später im Zusatz von Nährlösung 1 : 1000. Der untere mittlere Seitenast zeigt starke Verbänderung.

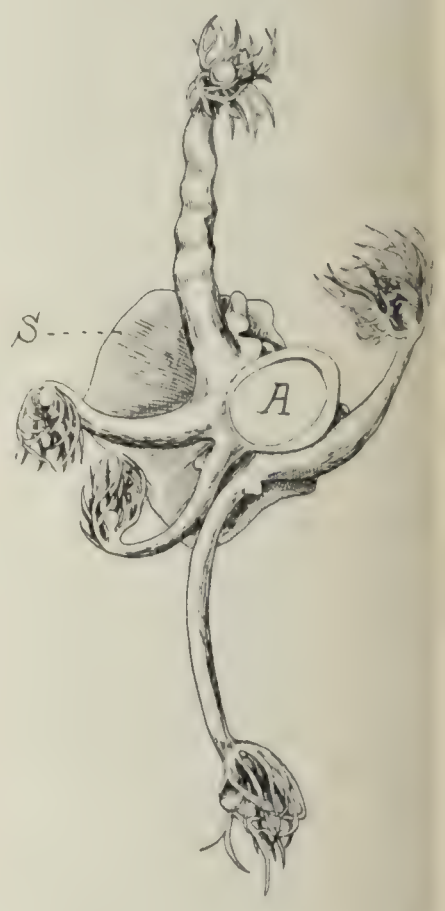


Fig. 3 *b*. Querschnitt der Infloreszenzachse (*A*) mit vielen Seitenzweigen, aus der Achsel der Schuppe *S* entspringend.

gefüllten Glaszylinder gestürzt hatte. Außer allen Übergängen zwischen Schuppe und Assimilationssproß war bei dieser anfänglich 4 cm langen Pflanze auch die oberste Blüte[1]) der Infloreszenz in ihrer Ausbildung

1) Eine ähnliche Blüte bildet Goebel in seiner Exper. Morph., pag. 122, Fig. 52, von Veronica Baeccabunga ab.

besonders gehemmt worden, ebenfalls eine Spaltung des Kelchblattes in mehrere Teile, eine große Vorwölbung der oberen Lippe und ein Verschmelzen derselben mit der unteren war zu bemerken. Die Kultur

Fig. 4. Eine alte Minor-Infloreszenz mit Schuppe *S*, aus deren Achsel Seitensprosse entspringen. Ansicht von rückwärts.

Fig. 5. Die alte Infloreszenz von Utr. minor hatte nach 47 tägiger Kultur in Nährlösung aus der Achsel der untersten Schuppe eine neue Infloreszenz getrieben, wobei auch noch deren unterste Schuppe in ein Wasserblatt umgewandelt war.

Fig. 6*a*. Oberste Blüte von Utr. minor von Figur 5, die bei der Kultur mit Nährsalz bekannter Zusammensetzung anormal wurde. Die Kelchblätter hatten sich vermehrt und unregelmäßig geteilt, die Ober- und Unterlippe der Blüte sind vollständig miteinander verwachsen.

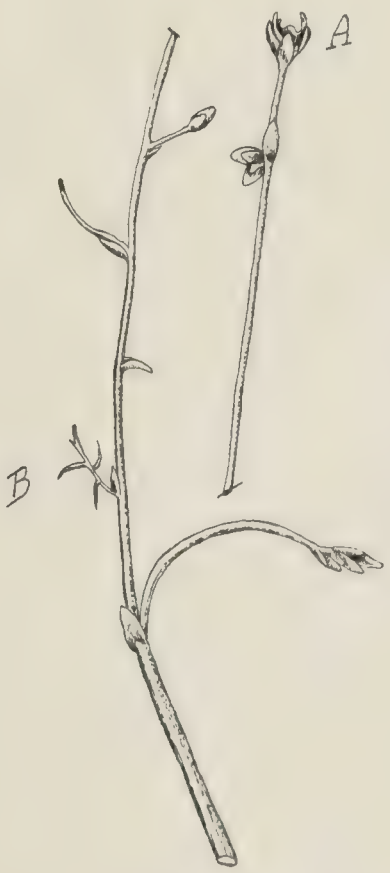


Fig. 6*b*.

Fig. 6*b*. Die alte Infloreszenz dieser Utr. minor wurde durch eine neue, aus der Achsel der Schuppe der alten entstandenen Infloreszenz, zur Seite gedrängt. Die neue Infloreszenz trägt zu unterst eine in ein Wasserblatt umgewandelte Schuppe *B* und eine anormale Endblüte *A*.

mußte ich dann leider nach 67 Tagen abbrechen, da überaus starke Schimmel- und Bakterienbildung aufgetreten war. Ausgelegte isolierte Kelchblätter hatten keine Neubildung hervorgebracht. Auch abgetrennte Internodien von Vulgaris und Intermedia waren mit gleichem negativen Erfolg kultiviert[1]).

Ich komme nun auch noch auf das schönste und interessanteste Organ der Utricularia, auf die Blase zu sprechen und erzielte damit nur wenig positive Resultate. Es gelang mir trotz zahlreicher Versuche nicht, durch Abschneiden der Blasen, Abschneiden der die Blasen tragenden Blattzipfel eine Änderung oder Neuerscheinung zu erzielen. Kleine Abänderungen jedoch konnte ich erreichen. Nach Goebel (und dann auch von Glück bestätigt), ist die Blase ja ein metamorphosiertes Blatt. Konnte ich nun nicht durch Abschneiden der Klappe oder des Widerlagers, durch Ausschneiden der einen hinteren Blasenhälfte, durch Ausgießen der Blase mit Gips eine einem Blatt ähnliche Bildung erzielen? Alle diesbezüglichen Versuche blieben vollständig erfolglos, obwohl ich ganz junge, kaum sichtbare, und ganz alte Blasen benutzt hatte. Auf chemischem Wege, d. h. durch allerlei Nahrungszufuhr ähnliches zu erreichen, war die weitere Folge meiner Versuche. Direkt künstliche Ernährung wirkte ja auf das Weiterwachstum etwas ein, wie wir oben schon sahen. Zufügen möchte ich noch, daß keine Anthocyanbildung mehr auftrat, daß sich die Antennen sehr stark verbreiterten und reichlich bis zu den obersten Haaren Chlorophyllgehalt zeigten, wie denn überhaupt die ganze Blase sehr stark ergrünte. Minor-Turionen sehr trocken auf Sand kultiviert, deren Blasen ich dann nach 8 Tagen mit Eiweißlösung und Fleischwasser fütterte, trugen nach weiteren 4 Tagen diese Blasen um $^1/_3$ ihres früheren Durchmessers vergrößert, und die an der Basis nur wenig breiteren Antennen hatten ein bandartiges Aussehen angenommen. Die Klappe war mit Chlorophyll reichlich versehen, nur Anthocyan war in der Blase nicht nachzuweisen. Ähnliches, doch nichts Neues beobachtete ich bei allen anderen Versuchen mit Vulgaris, Intermedia und Neglecta. Bei letzteren und Intermedia kann man es durch Fleischfütterung zu ganz enormen Antennen bringen. Bei der Zufuhr von künstlichen Nährmitteln beobachtete ich auch jedesmal eine große Anzahl von Adventivsprossen an den Blättern, die die Blasen getragen hatten; die Blasen hatten dabei einen Längsdurchmesser von

1) Auch Reichenbach bildet solchen Sproß von Neglecta ab. Deutschlands Flora von H. G. L. Reichenbach u. fil., 1862, Bd. XX, pag. 148, 6. Abs., Taf. 203, II, sub U. maior Schmidel.

5,8, 6,2 mm, und das Blatt hatte aus den Achseln der Blattzipfel bis zu 19 Adventivsprosse gebildet. Es fand hier also bei dieser künstlichen Fütterung eine bedeutende Nahrungsaufnahme von der Blase aus statt: diese gute Ernährung kam dann in zweiter Linie auch den Blättern, die diese Blasen trugen, zugute.

Bei Vulgaris trat bei gleichen Ernährungsversuchen oft eine Doppelblase auf. Es ist das so zu erklären: Die Nährstoffe in großer Menge zur Verfügung stehend, haben eine Umwandlung des Blattzipfels in eine Blase bewirkt (Fig. 7). Die Blasenbildung erfordert ja, wie aus den Kulturversuchen schon hervorging, eine weit bessere Ernährung als die

Fig. 7. Blattstück einer Vulgaris. Das oberste Zipfelpaar trägt ein Blasenpaar. Statt eines weiteren Blattzipfels entstand hier eine zweite Blase.

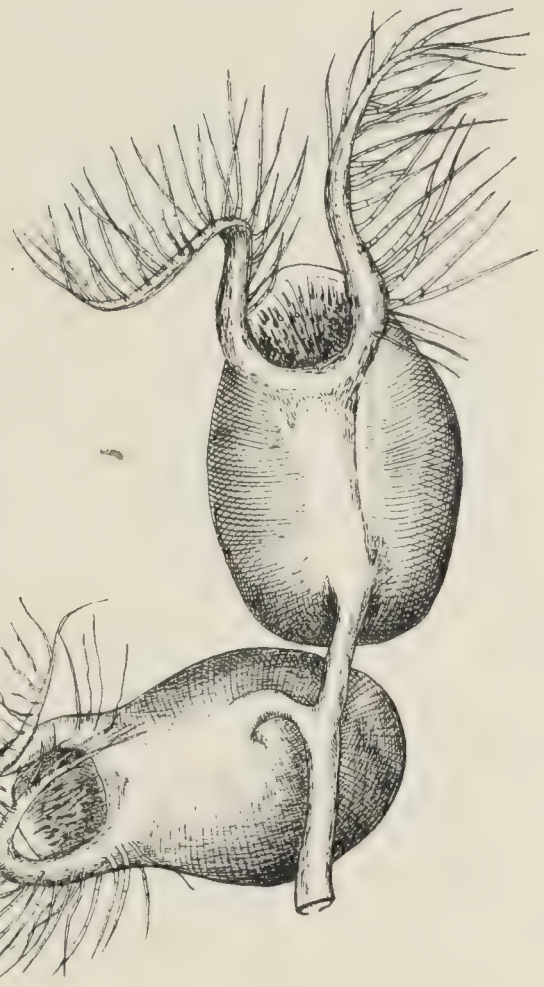


Fig. 8. Beispiel einer Doppelblase von Intermedia von ganz besonders kräftiger Ausbildung.

der Blätter, es darf uns also nicht wundern, wenn bei der reichlichen Nahrungszufuhr hier die Umwandlung öfters vollzogen wurde. Übrigens ist diese Erscheinung ein weiterer Beweis für Goebel's Auffassung, daß die Blase ein metamorphosiertes Blatt ist (Fig. 8).

Bevor ich dieses kleine Kapitel beschließe, möchte ich noch einen Fund erwähnen, der neuerdings entgültig die Blattnatur der Blase erklärt und beweist. Beim Durchsuchen eines von B. Othmer in Trinidad gesammelten Utricularia-Materials, einer Spezies, der ich ad interim den Namen Elephas zulegen möchte, fiel mir eine breite, endständige Blase auf. Unter dem Mikroskop entpuppte sich diese ver-

meintliche, merkwürdige Blase als Blatt mit Blaseneigentümlichkeiten: als ein Blatt mit Stiel und Spreite, doch zusammengesetzt und versehen mit allen charakteristischen Zutaten einer Blase (Fig. 9). An den Stiel schloß sich die Spreite an, von gewöhnlichen Zellen gebildet, Zellen, die sonst der äußeren Wand der Blase zukommen. Daran schloß sich der Spitze zu ein sehr kleinzelliges Gewebe, die charakteristische Zellwandausstülpung, die Wandverdickungsleisten zeigenden Zellen der Klappe; die Seiten dieses Blattes waren gebildet von Widerlagerzellen, diesen dicken, runden Schleimhaaren. Auch waren dann noch die Flanken mit langen Haaren versehen, Haaren, wie sie sonst hier bei der normalen Blase an Stelle der Antennen stehen. Das Blatt hat das Aussehen, als ob man eine Blase dieser Spezies mit einem Messer von unten nach oben aufgeschlitzt und die Klappe nach außen gebogen hätte, ohne den Rüsselfortsatz.

Fig. 9. Die merkwürdige Umbildung einer Blase in ein Blatt, bei Utr. Elephas, nur einmal beobachtet. Unten der Stiel allmählich übergehend in die Spreite, diese dann begrenzt von dem Blattspitzengewebe, das deutlich die Klappenzellenstruktur zeigt. Auf den beiden Seiten Reste und Stücke vom Widerlager.

Die Blasenentwicklung dauert bei den einheimischen Utricularien die ganze Vegetationsperiode gleich fort, und im Herbst, sobald die Temperatur des Wassers abnimmt, sehen wir am Vegetationspunkt der Pflanze die Winterknospe entstehen, das vegetative Vermehrungsorgan der Utricularien. Seit langer Zeit wird im hiesigen botanischen Garten eine kleine Wasserutricularie, die U. exoleta kultiviert, die auch regelmäßig zur Blüte kommt. Es war nun interessant zu wissen, ob auch diese tropische Art, bei niederer Temperatur kultiviert, Winterknospen erzeugen könnte. Ich hielt diese Utricularia zuerst in Wasser von 18° und dann von 8 zu 8 Tagen kam ich bis auf die Temperatur unseres Brunnenwassers von 11—12°. Eine andere Kulturreihe stellte ich der gewöhnlichen sommerlichen Tagestemperatur aus, nachts die Exoleta mit einer Glasglocke bedeckend; die Pflanze jedoch blieb jedesmal

konservativ. Zuerst blieb die Blasenbildung aus, dann färbte sich das Blatt gelb und nach 14 Tagen war die Pflanze tot, ohne auch nur einen kleinen Zuwachs zu zeigen. In destilliertem Wasser gezogen, war sie ohne Blasenbildung geblieben, dann aber auch der gewöhnlichen Sommertemperatur erlegen, ohne auch nur Spuren zu einer Winterknospenbildung zu zeigen. Daraus darf man wohl schließen, daß die Bildung von Turionen eine neue Errungenschaft, eine Verbesserung der Lebensbedingungen unserer einheimischen, ehedem wärmeren Regionen angepaßten Utricularien ist, die eben den tropischen Arten fehlt, soweit man nach dem Beispiel der Exoleta urteilen darf.

Es sind die Turionen also die vegetativen Vermehrungsorgane der Utricularia und von Goebel und Glück schon eingehend beschrieben, sie lassen sich jedoch auch zu jeder anderen Zeit des Jahres künstlich durch geeignete Kulturmethoden hervorrufen. Vulgaris und Intermedia, Minor und Neglecta kultivierte ich als Turionen auf Sand. Im Mai traten zum erstenmal die Winterknospen daran auf, wohl infolge dieser Hungerkultur. Um nun den Vorgang einer mehrmaligen Bildung von Winterknospen zu schildern, muß ich eine solche Kultur näher beschreiben. Eine Kultur von Minor-Turionen hatte ich seit 17 Tagen auf Sand, die Turionen hatten ausgetrieben und stellten Pflänzchen dar von 14 cm Länge. Diese wurden dann in Nährlösung übertragen und dann nach 5 Tagen, nachdem sie sich gekräftigt hatten, abermals auf Sand gelegt; nach 27 Tagen hatten sie Turionen gebildet, die Turionen waren nicht so stark behaart, auch nicht so dicht wie die normalen. Ich schnitt diese Turionen nun ab und wiederholte den Nährlösungskulturversuch und Sandkulturversuch noch dreimal, hatte also im ganzen viermal Winterknospen aus einer Winterknospe erzeugen können, von Mai bis Mitte Dezember. Die letzte erzeugte Winterknospe hatte die Größe eines Stecknadelkopfes, und die Blättchen dieser „Knospe“ stellten kaum eingekerbte, fast ganzrandige haarlose Turionenblättchen dar, die dachig übereinander gelegt waren. Ähnliches beobachtete auch Glück (l. c. pag. 121, Fig. *b*) bei U. Bremii, doch nicht in solch weitgehender Form. Wie oben schon erwähnt, traten an Minor-Turionenblättchen, auch an den jüngsten, Blasen auf von normalem Bau und kräftigem Aussehen; daß sie schon am 1. Blatt auftraten, dürfte eine Ergänzung zu Glück's Beobachtung (Glück l. c. pag. 120) sein. Natürlich war nie bei derartig schwachen Pflänzchen auch nur ein Schlammsproß oder eine Blütenanlage zu bemerken, obwohl bei kräftigen Turionen aller Arten die Blütenstände und Schlammsprosse schon angelegt sind und auf dem Querschnitt sich als Höcker im Gewebe zeigen.

Goebel's[1]) Annahme hat sich dabei wiederum bestätigt, wie auch die gleiche Beobachtung der wiederholten Turionenbildung bei Myriophyllum von Goebel gemacht wurde. Diese Blütenanlage mit Umgehung der Sproßbildung durch geeignete Kultur zu erzwingen, blieb erfolglos. Bei allen diesen und anderen Kulturen zeigte sich als größter Feind die Bakterienflora, die wohl hier ganz besonders infolge des Schleimreichtums der Turionen um so leichter auftreten kann. Zusammengekittete Turionen, je zwei verschiedener Arten, die zuvor genau halbiert waren (z. B. $^1/_2$ Vulgaris mit $^1/_2$ Intermedia), wollte ich zur vegetativen Bastardierung bewegen, doch die Turionenhälften blieben für sich, d. h. sie wuchsen für sich weiter, den Vegetationspunkt durch Regeneration neu bildend. Die Hälften waren mit Stärkekleister, mit Gyps und starkem Faden fest aneinander gefügt worden. Wie schon Goebel[2]) und Glück[3]) gezeigt haben, ist die Regenerationskraft bei Utricularien besonders stark auch bei den Turionenblättchen ausgebildet; denn sie mit ihren vielen Baumaterialien, Stärke, Öl, Eiweiß können den neuen Sprossen gute und auf lange Zeit hinreichende Nahrung geben. Alle diese Versuche und Untersuchungen wurden mit einheimischen Utricularien angestellt, mit Vulgaris und Neglecta, die sich beide bei ihren Ergebnissen ziemlich decken; mit Intermedia, die ja die typische zweierlei Sprosse ausbildende Form ist neben der Minor, die am meisten sich dem Landleben angepaßt hat, wie die Versuche mit den Winterknospen zeigten. Dann wären als einheimisch noch die Ochroleuca und Bremii zu nennen, wenn wir einheimisch mit süddeutsch identifizieren; doch möchte ich hier schon bemerken, daß Ochroleuca in den Mooren Südbayerns von mir nicht aufgefunden werden konnte, ebensowenig wie Bremii, deren nächster Standort der Schwarzwald ist (Glazialrelikt) Titisee (Glück). Der Standort von Ochroleuca von Goebel angegeben im Königsdorfer Filz ist wie scheint durch Straßenbau und erweiterte Torfstiche aus der Fundliste bei Glück zu streichen. Die letztgenannten zwei Arten sind auch nicht in die Kultur mit einbegriffen, sie würden auch nichts Neues geboten haben, denn die Minor deckt sich so ziemlich genau[4]) mit Bremii, wie die Ochroleuca mit Intermedia, sie bilden ja nach Glück je eine gesonderte Gruppe.

---

1) Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen, II, pag. 360, 361.

2) Ders., Regeneration bei Utr. Flora 1904, Bd. 93, pag. 99.

3) Glück l. c., II. Teil, pag. 180.

4) Genau nicht, denn, wie später bewiesen werden soll, ist der Blasenbau verschieden.

Eine Vertreterin der ausländischen Arten befindet sich im botanischen Garten zu München, die Utr. montana Jacq.[1]). Sie kommt auch regelmäßig zur Blüte und ist ein ziemlich kräftiges Exemplar. Mit dieser machte ich Versuche, die Blätter, die ja die weitgehendste Form der Landutricularien angenommen haben, in Wasser zur geteilten Form, zur Wasserblattbildung zu bringen, doch ohne jeglichen Erfolg, so schön sie auch auf Einschnitte und Spitzenabtrennung hin reagierte, durch Sproßregeneration oder Ausläuferbildung aus der den embryonalen Zustand noch am meisten erhaltenden Blattspitze (Goebel[2]) l. c.). Die Versuche wurden so angestellt, daß entweder ganz junge, noch eingerollte Blätter an der Pflanze selbst noch belassen in Wasserzylinder getaucht mit und ohne Nährsalzzugabe oder dieselben abgeschnitten in Wasser weiter kultiviert wurden. Die Knollen, die als Wasser- und Reservestoffbehälter der epiphytischen Pflanze dienen, ergaben bei den Versuchen das gleiche negative Resultat, nur einmal entwickelte eine abgeschnittene Knolle den Vegetationspunkt weiter und bildete auch drei kleine Blättchen, doch ist das Wachstum so langsam, daß ich bis jetzt kein Endresultat erzielen konnte.

Auch die kleinen Ausläufer von Montana hatten in Wasserkulturen und auf feuchtem Torf und Sand keine Blattform, wie erwartet, angenommen. Die Organe der typischen Landutricularien sind folglich so recht schon dem Leben außer Wasser angepaßt, daß es nicht mehr möglich ist, sie in die Wasserform mit geteilten Blättern umzuwandeln. Neben der Montana finden wir in Goebels Experimenteller Morphologie auch eine Abbildung einer Sproßregeneration von Utricularia longifolia. Die Pflanze in unserem Garten war leider zu schwach geworden, als daß ich mit ihr mehrere Versuche anstellen konnte. Von drei abgetrennten Blättchen hatte eines einen Ausläufer regeneriert, ein anderes hatte auf einen Nadelstich hin eine ganze Anzahl von Adventivsprossen gebildet, ging aber während des Versuchs schon bleich bald zugrunde. Mit Bifida hoffe ich später noch Versuche machen zu können.

Damit sei auch der experimentelle Teil dieser Abhandlung beendet. Ich wende mich nun zum zweiten Hauptteil der Arbeit, zur Beschreibung der von Goebel in Australien gesammelten Utricularien, ferner des

---

1) Darwin, Ch., Insektenfressende Pflanzen, Übers. von Carus, gab eine Abbildung der Blase von Montana. Außerdem weitere Notizen in The Gardener Chronicle 1893, I, pag. 713; 1871, pag. 1039, Fig. 233 (Abbild. aber ohne Blasen!).

2) Goebel, Flora 1904, Bd. 93, pag. 98 ff.; Exper. Morph., pag. 240.

von B. Othmer[1]) aus Trinidad mitgebrachten Alkoholmaterials einer von H. Schenck in Brasilien gesammelten Form, und eines Herbarexemplars. Gegen Ende der Arbeit wurde mir durch liebenswürdige Vermittlung von Herrn Konservator Dr. Roß, eine interessante, leider getrocknete Spezies zugesandt von Herrn Dr. Herzog in Zürich, von ihm selbst in Bolivia gesammelt.

Einige neue und interessante exotische Utricularien.

Die erste Pflanze, die ich näher untersuchte, entpuppte sich als Utricularia amethystina.

Sie war in Alkohol konserviert und ziemlich gut erhalten, anscheinend gegen das Ende ihrer Blütezeit eingesammelt auf der Aripo-Savannah auf Trinidad. Sie war ziemlich verblüht, die Samen waren noch nicht ganz reif, Blätter und Infloreszenzachsen noch gut erhalten. Der beigegebene kleine Zettel trug noch die Bemerkung: Blüten blau mit gelb. In De Candolle[2]), Prodromus, Bd. VIII, pag. 13 finden wir eine größere Diagnose von Amethystina, ferner bei St. Hilaire, Monographie des Primulacées et Lentibulariées du Brésil méridional et de la républ. Argentine (par A. de St. Hilaire et Fréd. de Girard), das die Originaldiagnose für De Candolle war. Auch erwähnt sie Grisebach in seiner Flora of the British West Indian Islands, pag. 39: unter § 2 „Leaves entire or disappearing; root-fibres thin, often furnished with little bladders. Terrestrial scapes (Oligocysta A.D.C.)". In Martius, „Flora brasiliensis" finden wir sie ebenfalls. Nun wollen wir uns selbst einmal die Pflanze näher ansehen (Fig. 10).

Nach Goebel (Morph. und biol. Studien)[3]) wäre sie zu „A. Landformen, I. Landformen mit blasenlosen Blättern" zu stellen. Die stattliche, etwa 27 cm hohe Pflanze trägt grundständige, spatelförmige

1) Garteninspektor B. Othmer sammelte auf Trinidad, auf der Aripo-Savannah fünf Utricularien, zum Teil leider unvollständig; die damalige schreckliche Regenzeit und Überschwemmungen dürften mit der Grund des raschen Einsammelns gewesen sein.

2) Alle Diagnosen sämtlicher früherer Florenwerke sind sehr schwer anzuwenden, wenn es gilt, eine neue Spezies zu benennen. Denn der Wirrwarr von morphologischer Deutung früherer Zeit zeigt hier seine Folgen, und ein Blatt wird hier als Blatt, oft auch irgendwo anders als „root" oder als „radix, stolones" usw. beschrieben. Die Blüten sind gut und sorgfältig diagnostiziert, nicht so die Blätter, am wenigsten die Blasen. Eine Bemerkung „often furnished with little bladders" gehört zu den größten Seltenheiten.

3) Annales du jardin botanique de Buitenzorg, Vol. IX (1890).

Fig. 10.
Utr. amethystina. An der Basis die Ausläufer mit Blasen, darüber die spatelförmigen Blätter und die Infloreszenzachse mit kleinen Schuppen und ziemlich großen Blüten mit dreilappiger, hinten höckeriger Unterlippe und einfacher, schmaler Oberlippe. Der dicke Sporn ist scharf nach abwärts gerichtet. Dreifache Naturgröße.

Blätter mit Spaltöffnungen reichlichst versehen. Die Lamina läuft allmählich in den langen, bis 3 cm messenden Blattstiel herab und ist selbst spatelförmig mit runden Enden.

Der Infloreszenzschaft trägt kleine, zugespitzte, an der Basis befestigte Schuppen und 3 bis 5 Blüten (manchmal, 20 % des Materials, auch nur 1 bis 2 Blüten). Das Ganze ist aufgebaut auf ein dichtes

Fig. 11.
Blaseneingang bei Utr. amethystina.
A Antennenflügel mit zentraler, großer Haarleiste. Von den Seiten her führen 4 bzw. 5 Haarleisten zum Blaseneingang; von unten, vom Stiel *St* herauf, läuft eine breite, große Haarleiste.
Sehr stark vergrößert.

Geflecht von fadenförmigen Ausläufern „radicibus adfixis fibrosis", die reichlich Blasen tragen müssen; „parce utriculiferis" würde also stimmen, wenn nicht die zahlreichen Blasenstielchen eine weit größere Anzahl von Blasen bezeugten, sie sind eben beim fälschlichen Einsammeln im Boden geblieben[1]). So trifft Grisebach's „Often furnished with little

1) Es sei mir hier gestattet, über das Sammeln der Utricularia nochmals zu bemerken, daß oft schlecht gesammelte Utricularien für eine Bearbeitung gar keinen Wert haben können. Ein anatomischer Befund gibt keine charakteristischen Merk-

bladders" auch nur einigermaßen zu. Die Ausläufer sind fadenförmige Gebilde, reich verzweigt, die Blasen zweizählig mit engen Zwischenräumen tragend, ein Ausläufer kann bis zu 164 Blasen tragen (gezählt nach den restierenden Stielchen), in zwei Reihen wie erwähnt geordnet, wie z. B. bei Utr. orbiculata Wahl (vgl. Goebel, Morphologische und biologische Studien). Die Blüte trägt einen langen Sporn, etwas nach aufwärts gebogen.

Die Samen waren noch nicht reif, doch konnte man an ihnen schon den eiförmigen Embryo ohne eine kotyledonare Gliederung sehen, die stark schleimhaltigen Samenhautzellen mit kleinen vorstehenden Leisten konnte man ebenfalls ganz gut wahrnehmen. Mikroskopisch interessant an dieser Spezies sind vor allem die Spaltöffnungen an der Blütenstandsachse und an den Blättern. Sie sind von einer bis zwei Nebenzellen bei ihrer Assimilationsarbeit unterstützt und vollständig anormal gelagert (Fig. 12); denn nicht wie sonst die Regel, werden diese Stomata in die Längsrichtung der Blätter eingereiht, sondern sie bilden mit diesen einen spitzen, dann wieder einen stumpfen Winkel, ja oft stehen sie direkt quer zur Längsachse der Blätter oder Infloreszenzachse. Die Infloreszenzschuppen haben ein riesig ausgedehntes Tracheïdalsystem, wohl zur besseren Versorgung des Achselsprosses mit Wasser für etwa ein-

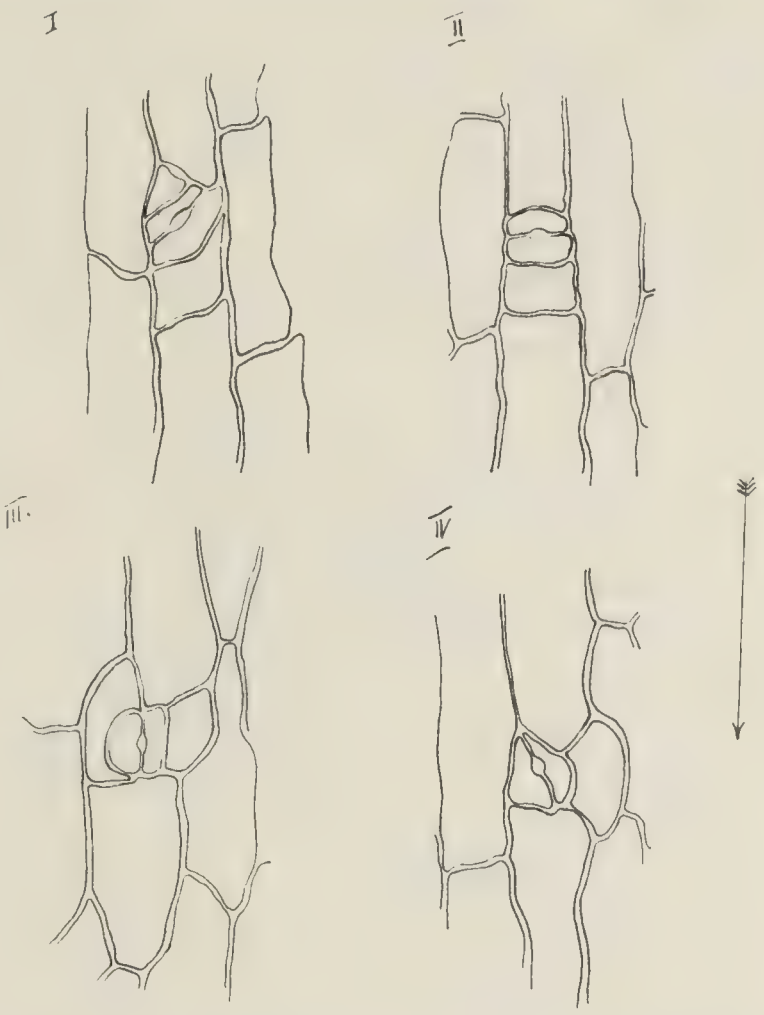


Fig. 12. Verschiedene Spaltöffnungsanlagen, die alle schräg oder gar im rechten Winkel zur Längsrichtung des Blattes liegen. Der Pfeil zeigt die Längsrichtung an. Stark vergrößert.

male, da alle Utricularien nach einem Bauplan aufgebaut sind in anatomischer Beziehung. Wir müssen zur genauen Bestimmung Blasen haben. Diese werden aber, wenn die ganze Pflanze nicht mit der Hand sorgsam ausgehoben wird, beim einfachen Herausreißen abgerissen, da sie mit ihrer breiten Oberfläche dem Zug nicht standhalten.

tretende Trockenperioden. Dieses Wasserversorgungssystem ist sehr breit angelegt und nimmt fast $^1/_4$ der Breite der Schuppe ein. Die Blütenform bietet nichts Auffälliges und Interessantes, ihre dreilappige Unterlippe und ihr Sporn, dabei die ungeteilte Oberlippe finden wir bei manchen anderen Arten gleichfalls wieder, so bei Utr. pusilla Vahl, Utr. nigrescens Sylven [1]), Utr. bicolor St. Hil. u. a. Schon vielmehr interessant ist die kleine, 1 mm im Längsschnitt messende Blase. Sie sitzt auf einem kurzen, hakenförmig gekrümmten Stiel, der sich gegen die Blase hin stark verdickt. Die Blase ist annähernd rund und trägt zwei dreieckige Antennen, die dicht mit nach dem Blaseneingang zu gerichteten Haaren bedeckt sind.

Fig. 13. Blasenlängsschnitt von Utr. amethystina. Das Widerlager *W*, die Klappe *Kl*, der mit Haarleiste besetzte Blasenstiel *St*, *A* die mit großer Haarleiste versehene Antenne. Sehr stark vergrößert.

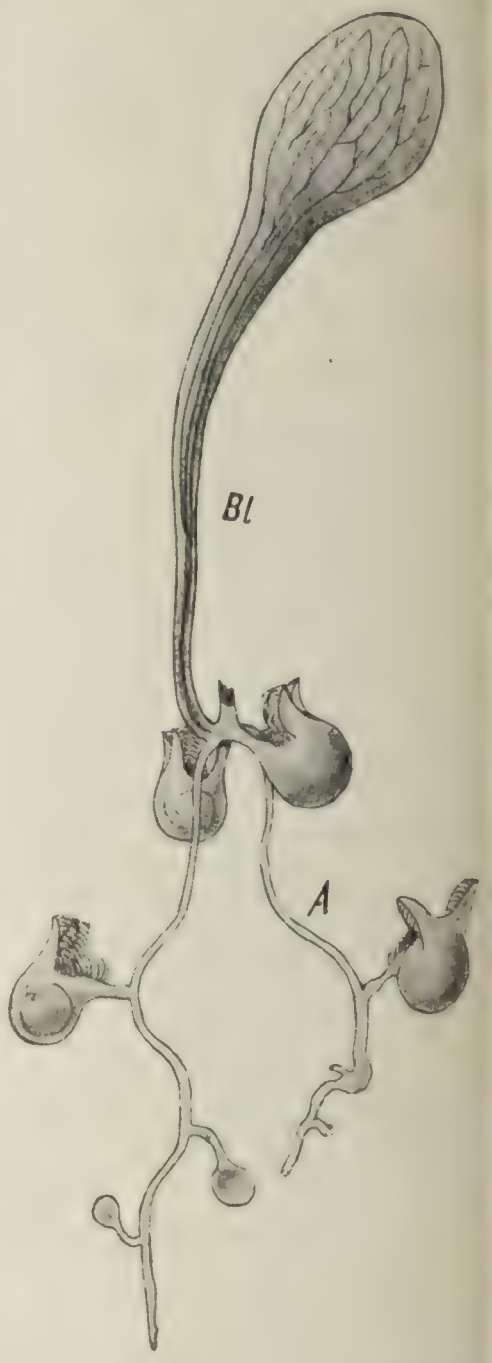


Fig. 14. Junge Keimpflanze von Utr. amethystina. *Bl* Primärblatt, seitlich davon der leider schon abgefaulte Vegetationspunkt; *A* junger Ausläufer mit Blasen.

Darwin und sein Sohn Fr. Darwin hatten schon die Blase näher untersucht und erwähnen auch dabei die Schleimhaare, schließen aber von der Menge dieser Haare auf ein Leben in sehr faulem, moderigem Wasser, weil ja Darwin [2]) der Meinung war, es wären diese Schleimhaare bestimmt zur Aufnahme von Nahrung aus diesem faulenden

1) N. Sylven, Die Genliseen und Utricularien des Regnell'schen Herbariums. Archiv für Botanik 1908, Bd. VIII.

2) Darwin, übers. von Carus, pag. 398.

Wasser. Der Reihen der dreizelligen Schleimhaare zählte ich 10: zwei Reihen in der Mitte der Antennen, eine breitere vom Stiel herauf gegen die Klappe und drei oder vier auf beiden Seiten, also zwischen der Stielreihe und den Antennen (Fig. 13). Durch diese reihenweise Haaranordnung und die Stellung der Keulenköpfchen derselben gegen die Klappe hin werden hier Zugangsmöglichkeiten geschaffen. Kleine Tiere können leichter zwischen den Gängen zur Klappe, größere werden durch den massenhaft sezernierten Schleim am Weiterkriechen aufgehalten. Ich konnte wenigstens öfters noch kleine Tiere (doch größer als die Klappe) finden, die in den Haaren klebten, also wohl nur vom Schleim erstickt waren. Die kleine rundliche Klappe trägt sieben bis acht Biskuithaare [1]), lange Borstenhaare auf der Klappe fand ich nicht (wie z. B. bei Vulgaris, deren vier sich finden), sie wären auch bei dem engen, so mit Haaren verwehrten Blaseneingang ziemlich unnötig. Die Oberfläche der Klappe war eigenartig gerunzelt oder mit Querleisten versehen, fast möchte ich als Beispiel dafür die Cuticula von Helleborus anführen. Da diese geschrumpfte Klappenhaut fast alle Blasen aufwiesen, kann auch der Alkohol beim Conservieren diese Wirkung hervorgerufen haben. In dem Gewirr von Ausläufern und Schlamm fand ich noch weitere 3 Arten von Utricularia, die Cornuta Michl., ferner eine stets diese begleitende kleinere Utricularia, die ich noch nicht bestimmen konnte wegen vollständigen Mangels an Blättern und Blüten und noch Reste und Bruchstücke der Utr. cucullata A. St. Hil. [2]), welch letztere ich allerdings nur nach einer Blase bestimmen konnte. Unter diesen drei Arten fand ich ferner zu meiner Freude auch eine Keimpflanze, wenn auch schon älteren Datums (Fig. 14). An dieser war die Infloreszenzachse anscheinend abgefressen, an Stelle des 2. Primärblattes war eine Blase aufgetreten (vgl. Goebel [3]). Keimung von Utr. montana); eine weitere Blase und zwei Ausläufer vervollständigten das Pflänzchen. Das Ganze hatte die Gesamtlänge von 2 cm (Goebel, Keimpflanzen von Utricularia, Biol. Schild. II). Bei drei im Schlamm noch steckenden Blütenstandschäften fand ich Regeneration, d. h. eine ausgetriebene Seitenblüte hatte sich abnorm verlängert und war an Stelle der Infloreszenzachse getreten, was dementsprechend häufig vorkommen muß.

---

1) F. X. Lang, Morphologie, Anatomie und Samenentwicklung von Polypompholyx und Byblis gigantea, Flora, Bd. 88 (1901).

2) A. St. Hilaire, Annales des sciences nat. 1839, 11.

3) Goebel, Über die Jugendzustände der Pflanzen, Flora, Bd. 72 (1889), pag. 40.

Diese schon ziemlich stattliche Utricularia übertraf die zweite, aus Brasilien stammende Spezies schon um ein Vielfaches, ja sie dürfte unter den Utricularien eine der größten sein. Leider war sie sehr unvollständig, zum mindesten ohne Blüten, aber mit desto kräftigeren vollständigen Blütenstielen, Blättern und Sprossteilen und Blasen. Sie stimmt in der Blattform mit U. reniformis St. Hil. überein, ob sie mit ihr identisch ist, läßt sich bei der Unvollständigkeit der Diagnosen nicht sicher sagen.

Die überaus stattliche Pflanze wird wohl, wie Gardner (zitiert nach Darwin, pag. 397), von Nelumbifolia erzählt, ebenfalls in Tillandsien oder in Moos vegetieren, daraufhin deuten ihre riesig langen Ausläufer und ihre langen Sproßteile überhaupt, deren Länge sich immer um $^1/_2$ m bewegt. Die Blätter sind nierenförmig, im jugendlichen Zustand lederig und ziemlich starr, später weich und weit ausgebreitet (bis 17 cm), dicht mit Spaltöffnungen versehen (also ein Epiphyt oder Landbewohner) und sehr lang gestielt, ich maß Blattstiele von 29, 37, 42, 51 cm Länge, der anatomische Befund des Blattstiels und Ausläufers zeigt wiederum wie bei allen Landutricularien ein zerstreutes, höchst unvollkommenes Leitungssystem, und die Siebröhrengruppen sind auch hier nicht mit den Gefäßen in bestimmte, regelmäßige Bündelgruppen einzuordnen, wie überhaupt die Anatomie keine Anhaltspunkte für eine etwaige systematische Einordnung der Utricularien bietet (was schon Goebel mitteilt). Wir haben also hier dasselbe Bild, bald hier, bald dort Siebteile und Gefäßteile wie bei Utricularia flexuosa oder Utricularia Humboldtii [1]). Von den Wasserutricularien unterscheidet sie sich anatomisch durch ihren Sklerenchymring [2]), der bei den Blattstielen schwächer ist als bei den Ausläufern, wo wir 6 - 8 Zellenlagen zählen können. Die Ausläufer sind der Länge des Blattstiels ebenbürtig und entwickeln sehr viele Seitenäste, die ihrerseits wieder reich verzweigt die zahlreichen Blasen in zweizeiliger Anordnung tragen. Die Blasen selbst sind sehr klein, 0,3—0,5 mm im Längsdurchmesser und stark mit köpfchenförmigen Schleimhaaren besetzt; die nach vorn gestreckten, fadenförmigen Antennen übertreffen um $^1/_3$ den Längsdurchmesser der Blase, sind mit

1) M. Merz, Anatomie u. Samenentwicklung der Utricularien u. Pinguicula. (Dissertation, Bern 1897.)

2) H. Schenck, Vergleichende Anatomie submerser Gewächse. Bibliotheka botanica, Tafel I, V.

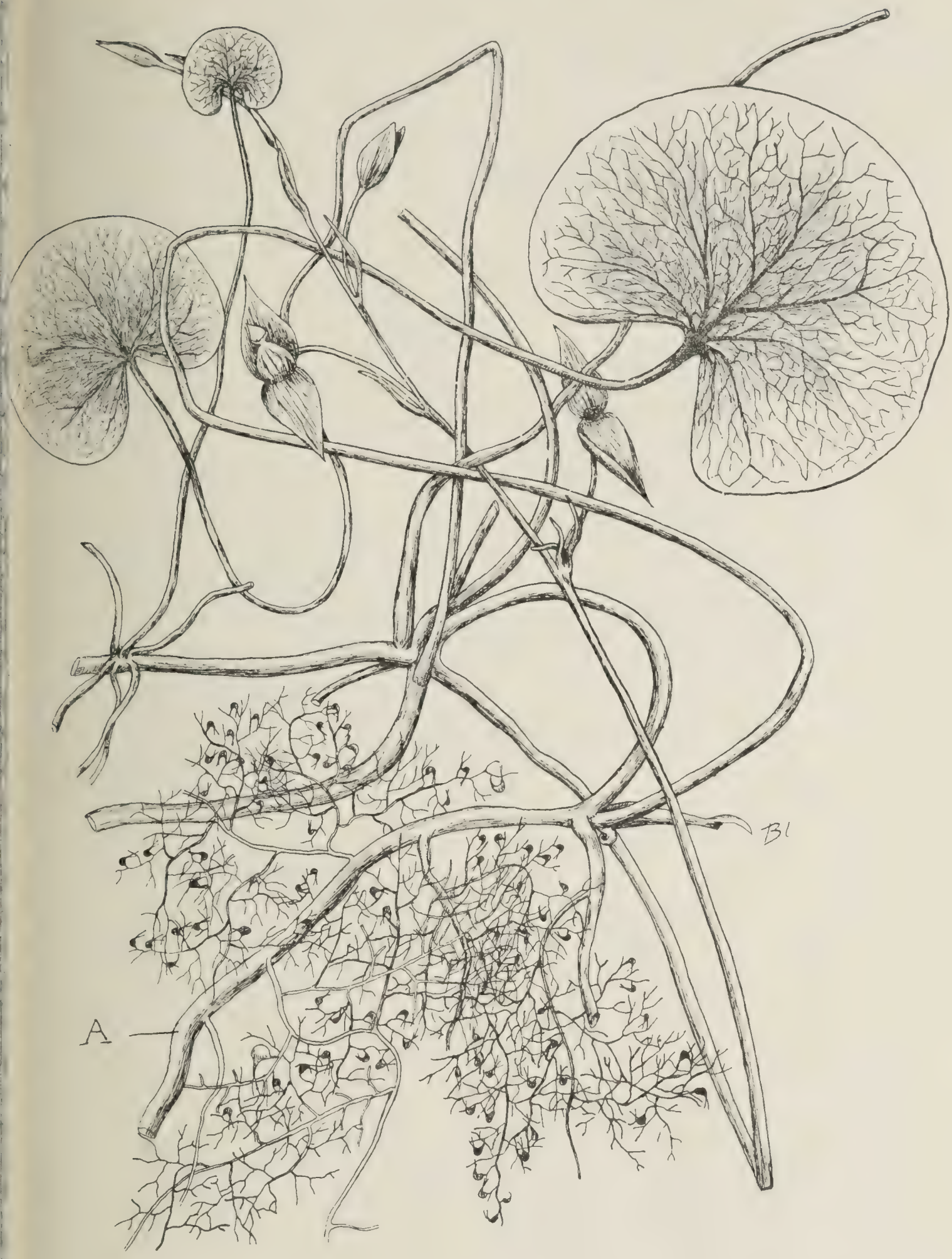


Fig. 15. Utr. reniformis St. Hil.
Die vollkommenste Pflanze der Sammlung, mit den stark ausgebildeten Ausläufern *A*, die allein nur die feinen Blasen tragen. Die langen Blattstiele tragen die großen nierenförmigen Blätter. Von den Blüten sieht man leider nur die Kelchblätter und eine junge Kapsel mit Flügelnarbe. *Bl* eine leider abgerissene junge Infloreszenz mit der großen Schuppe.

breiter Base an den Ecken des Rachens angesetzt und enden in einem langen, dünnen, über und über mit runden Schleimhaaren besetzten Zellfaden (Fig. 16). Die Schleimzellen sind zweimal so dick wie die Antennen an ihrem Ende. Der Blasenlängsschnitt zeigt nebenstehendes Bild (Fig. 17). Die Haare direkt hinter dem Widerlager haben hier nicht die lange Form angenommen, sondern sind der Hälfte der vier Balkenhaare ziemlich ähnlich. Wie schon oben angegeben, ist die ganze Blase dicht mit Köpfchenhaaren besetzt, sowie auch der ganze Ausläuferzweig. Die Blütenachse ist ebenfalls sehr hoch, ziemlich derb gebaut, sehr stark mit Sklerenchym ausgerüstet, Schuppen sah ich keine, Deck- und Vorblätter der Blüten setzen sich zu unterst aus drei kleinen, schmalen, derben Blättchen zusammen, von denen die beiden seitlichen $^1/_3$ mal kleiner als das dem Blütenstiel zunächst stehende mittlere sind. Die zu oberst angebrachten Deckblättchen stehen einzeln vor dem Stiel der Seitenblüte. Die Blüten, von denen die Kelchblätter noch gut erhalten waren, scheinen schon längere Zeit verblüht gewesen zu sein, denn zwischen den Kelchblättern waren meist große Reste von Kapseln. Die eiförmig länglichen, zugespitzten Kelchblätter sitzen auf langen

Fig. 16. Blase von Utricularia reniformis von außen gesehen. Die Blase ist dicht mit Schleimhaaren besetzt, solche finden sich auch in reichlicher Menge an den langen, weitvorstehenden Antennen. Zwischen den Vorhofwänden treten die langen Klappenhaare hervor. Sehr stark vergrößert.

Fig. 17. Längsschnitt der Blase von Utricularia reniformis.
Die große Klappe trägt, wie Utr. vulgaris, intermedia usw.; lange Borstenhaare. Die Innenseite des Widerlagers trägt hier zweiarmige Haare von gleichem Bau wie der der Verdauungshaare.

(bis 4 cm) Stielen und sind viel- und parallelnervig. Da die stattliche Pflanze keine Blüten hatte und ich auch keine Teilstücke finden konnte, muß ich auf eine Beschreibung verzichten: dem Kelch nach zu vermuten, mag sie so groß und stattlich sein wie die der Montana, mit

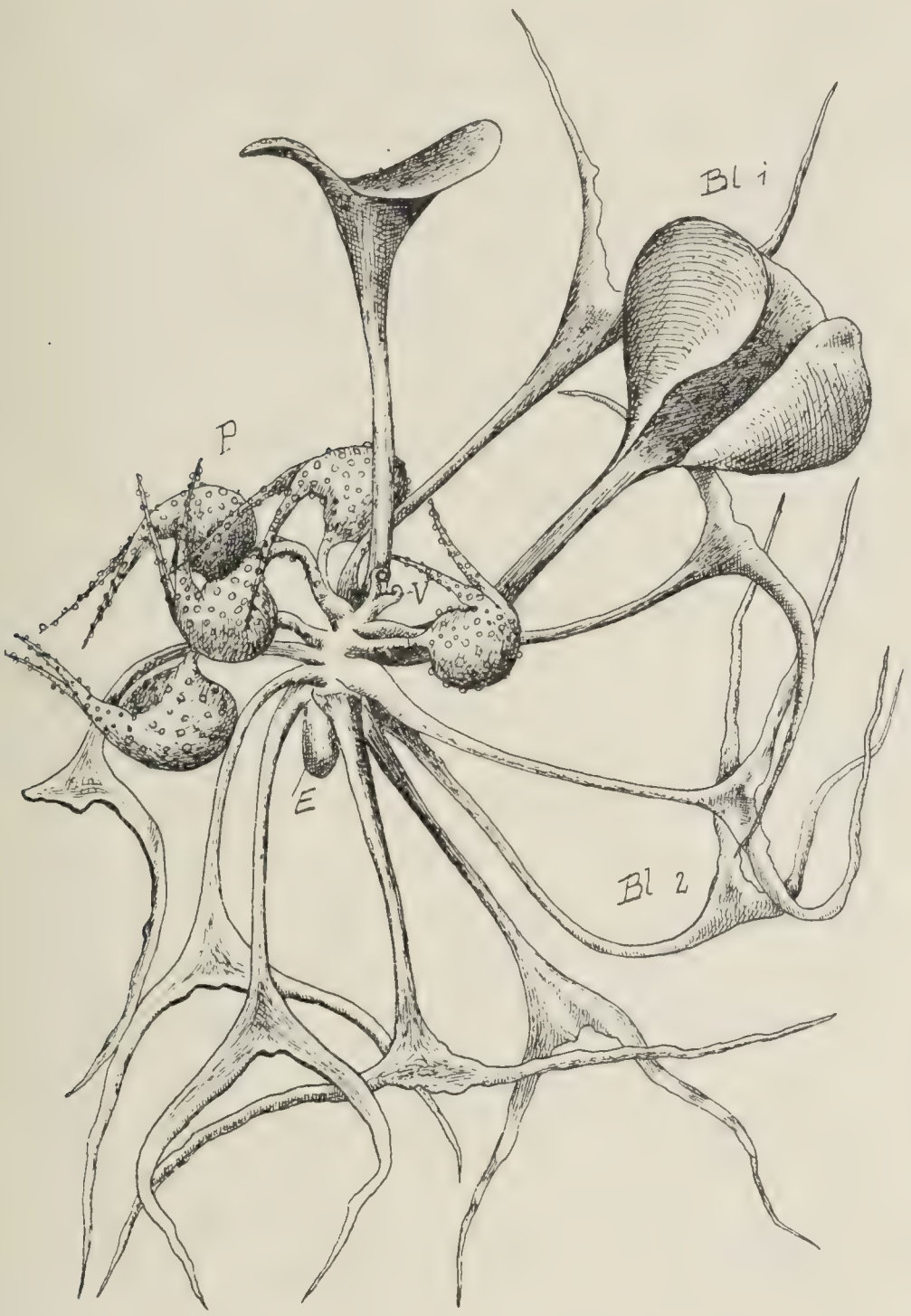


Fig. 18. Keimpflanze von Utricularia reniformis.
V die Vegetationsspitze, darunter inseriert die Primärblasen *P*, darunter die Laubblätter mit vollausgebildeter Lamina *Bl. 1*, darunter die Primärblätter, nur mit ganz kleiner Lamina und langen Zipfeln *Bl. 2*. Von der zapfenartigen Basis des ganzen *E* ist leider die Samenschale abgefallen.

der sie ja auch den anatomischen Bau gemeinsam hat (Recherches sur l'appareil végétatif des Bignon. Rhinanth. Orob. et Utricularia par Hovélacque 1888, pag. 673 l. c.). Eine einzige Kapsel, die zwischen zweien der großen Kelchblätter noch vorhanden war und eine breite

Lappennarbe trug, hatte keine Samen enthalten, sie war ziemlich eingedrückt und durch Fäulnis anscheinend zugrunde gegangen. Im Ausläufergewirr fand ich noch in einen Knäuel junger Blättchen eingebettet eine Keimpflanze (Fig. 18), anscheinend noch ziemlich jung, denn an der Basis des Sprosses konnte ich noch ein Stückchen Samenschale finden. Diese Keimpflanze brachte mir auch sofort den deutlichen Beweis, daß es trotz der sonstigen Ähnlichkeit, keine Humboldtii sein konnte. Die Primärblätter waren vollständig abweichend von den später ausgebildeten nierenförmigen, sie hatten eine ungefähr dreieckige Lamina mit 9—11 Spaltöffnungen versehen, und die beiden Ecken endigten in lange Zipfel. Man könnte daraus wohl ein Humboldtiikeimblatt rekonstruieren, wenn man den Mittelzipfel auswachsen ließe.

Goebel[1]) bildete von U. Humboldtii (in Pflanzenbiolog. Schild.) die Keimpflanze ab. Bei einem solchen Primärblatt war nur der eine Zipfel ausgebildet. Die ganze Keimpflanze machte den Eindruck sehr guter Ernährung und war auch demnach sehr kräftig gebaut, sie zählte 9 Primärblättchen, 2 Nierenblättchen und 5 Blasen von der oben geschilderten Form. Die Blasen waren alle nach den Primärblättchen entstanden, was wohl mit der besseren Ernährung erklärt werden kann. Erst die zwei jüngsten Blätter an der Keimpflanze hatten die charakteristische Nierenform angenommen. Zum Schluß dieser Ausführung möchte ich nochmals in kurzer Form die einzelnen Artmerkmale zusammenfassen: Planta pro genere gigantea, foliis integris reniformibus non ampulliferis, longe petiolatis c. 37—47 cm × 7 cm longis et latis stolonibus maximis cc. 45—50 cm longis, repentibus, foliiferis, ramosis, ampulliferis, scapo alto (45 cm) nudo, 5—7 floro, bracteis 3, parvis lineari-oblongis obtusis, medio longiore, basifixis, pedunculis c. 2 cm longis fructiferis erectis, capsula globosa, calice subbreviore lobo superiore calicino integro naviculaeformi, lobo inferiore ovato acuminato, cc .2,5 cm longo. Planta in basi foliorum Bromeliacearum crescere videtur Utr. Humboldtii simillima.

Den sonst so zierlichen Utricularien schon ähnlicher ist eine weitere, schon von Schimper in bot. Zeitung XXIII abgebildete Art, die ebenfalls in Alkohol vorlag und die Signatur bei sich hatte: „Utr. spec. Trinidad, Aripo. Savannah, Bl. gelb, Laub fein zerteilt in Wasserlöchern auf der Savannah, 31. Dez. 1903." Schimper bildet nur eine Blase ab und einen kleinen Teil einer Pflanze mit Blasen. Wie ich

1) Pflanzenbiolog. Schilderungen, II, Taf. XIV.

nun schon bei Ansicht der Schimper'schen Zeichnung sah, mußten die kleinen auch wieder dreigliedrigen Haare unterhalb des Widerlagers in die Epidermis versenkt, Schleimhaare sein. Bei einigen Blasen gelang es auch mit Tusche, dann mit Ruthenrot und Methylenblau einen Schleimhof um die obersten Endzellen nachzuweisen, sowie überhaupt jedesmal die 4—6 eingesenkten Haare damit festzustellen. Drei kleine Blütenstände (17 cm lang) vervollständigten die Othmer'sche Ausbeute dieser Art. Auffällig an den Früchtchen war noch der ziemlich lange Griffel mit seiner Narbe. Antennen fehlen dieser Blase vollständig; auch die sie öfters vertretenden Haare seitens des Rachens fehlten, die Blase ist also vollständig antennenlos. Übrigens steht sie darin nicht einzeln da, Utr. quinqueradiata Spruce, ferner auch Humboldtii tragen ebenfalls antennenlose Blasen; es muß diese Form aber immer noch zu den seltener vorkommenden gerechnet werden. Ich suchte im Ausläufergewirr auch nach einzelnen Blütenteilen, fand diese aber nicht, dafür aber eine andere Spezies. Sie fiel mir unter den antennenlosen Blasen der Cornuta schon dadurch auf, daß ihre Blasen kleine, langvorstehende Antennen trug, ähnlich denen von Utr. vulgaris. Isolierte Sproßteile ergaben eine eigene Spezies, die ich aber nicht feststellen konnte, wiewohl ich aufs genaueste nach Blüten und Blättern suchte; sie scheint eine sog. Wanderform zu sein, eine Art, die an Flußufern Brasiliens, z. B. während der regenreichen Zeit auftritt, um dann wieder zu verschwinden. Wie ich wohl annehmen darf, scheint sie mit U. cornuta [1]), auch mit der erst vor kurzem beschriebenen und auch abgebildeten Wasserutricularia emarginata Benj. [2]) und mit der von Goebel abgebildeten Utr. orbiculata in eine Gruppe zu gehören. Sie ist, wie ich auch gelegentlich der Ausläuferpräparation von Amethystina fand, überaus häufig. Die Regenerationskraft ist bei ihr ebenfalls ziemlich reich vorhanden, denn oft fand ich Blatt und Sproßstücke oder nur einzelne Blattspitzen, die hintereinander drei und viermal regeneriert hatten.

Mit dieser der Cornuta stets zugesellten Art mit den langen feinen Antennen, die ich noch nicht bestimmen konnte, muß ich leider auch noch eine zweite namenlos lassen, (Fig. 19) die sich unter den Ausläufern der Cornuta ebenfalls vorfand und wie diese auch vollständig antennenlos ist, mit dem Unterschied, daß die Cornuta einen etwas zugespitzten Höcker oberhalb der Klappe besitzt, während der Teil oberhalb der

1) Schimper, Notizen über insektenfressende Pflanzen. Bot. Zeitung 1882, pag. 241.

2) B. Chandler, Annals of Botany, Vol. XXIII, No. 90. 1909, April.

Klappe bei letzterer Form (Fig. 20) breit, der Quere nach zusammengedrückt erscheint. Die Klappe tritt hier unverwehrt zutage, d. h. keine längeren Haare schützen ihren Zugang. Der Bau der ziemlich großen und kräftigen Klappe, die mit dem Stiel nur eine fast kaum gebogene Linie bildet, stimmt so ziemlich mit dem allgemeinen Bauplan unserer Wasserutricularien überein. Auch sie gehört, wie alle die kleinen vorgenannten Arten, zur Gruppe der „Blattwurzler" (Goebel, Morphol. und biol. Studien), die mit Blasen ausgerüstet sind. Ich bringe absichtlich (obgleich ich sehr wohl weiß, daß es noch zu früh sein dürfte, jetzt schon

Fig. 19. Klappenansicht der Blase einer unbestimmbaren Utr. Die Blase hatte keine Antennen. Auf der Klappe die 4 Borstenhaare; ferner zahlreiche große Schleimhaare (unter den U. cornuta und amethystina als Bruchstücke gefunden). Beispiel einer antennenlosen Blase.

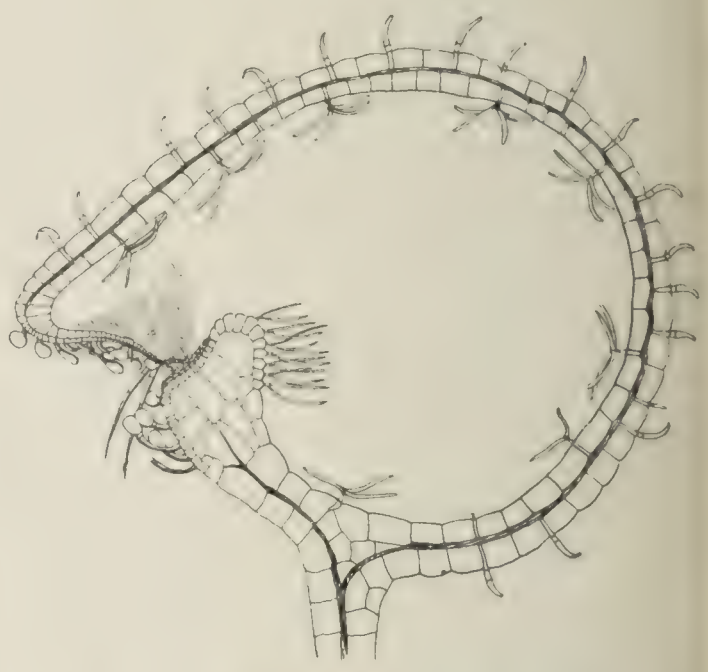


Fig. 20. Längsschnitt der bis jetzt unbestimmbaren Utr. Blase, die ohne Antennen ausgebildet ist. An Stelle der sonst runden Schleimhaare auf der Außenfläche der Blase sind es hier lange, wurmförmig gekrümmte Schleimhaare.

nur Blasen für eine Spezies zu bringen) diese Blase zur Abbildung; denn die unbeschützte Klappe ist durch ihre Behaarung und ihren Aufbau nicht uninteressant, und weit verschieden von der ihr an Gestalt zunächst stehenden Cornuta. Außerdem dürfte es nicht schwer fallen, die doch einmal später mit Blüte zu findende Art nach dem Blasenbau zu bestimmen. Hatten wir eben eine Spezies mit feinstem Aufbau und zartester Struktur vor uns, so können wir als Ausbeute im nächsten Glas eine robuste, für ihre Art schon ziemlich kräftige Landutricularia vor uns sehen, die, mit allen Diagnosen verglichen, keiner beschriebenen Art auch nur einigermaßen ähnlich sieht. Ich möchte ihr den Namen des um die einheimischen Utricularien so verdienten Forschers, Prof. Glück in Heidelberg geben und sie also Utr. Glückii nennen (Fig. 21).

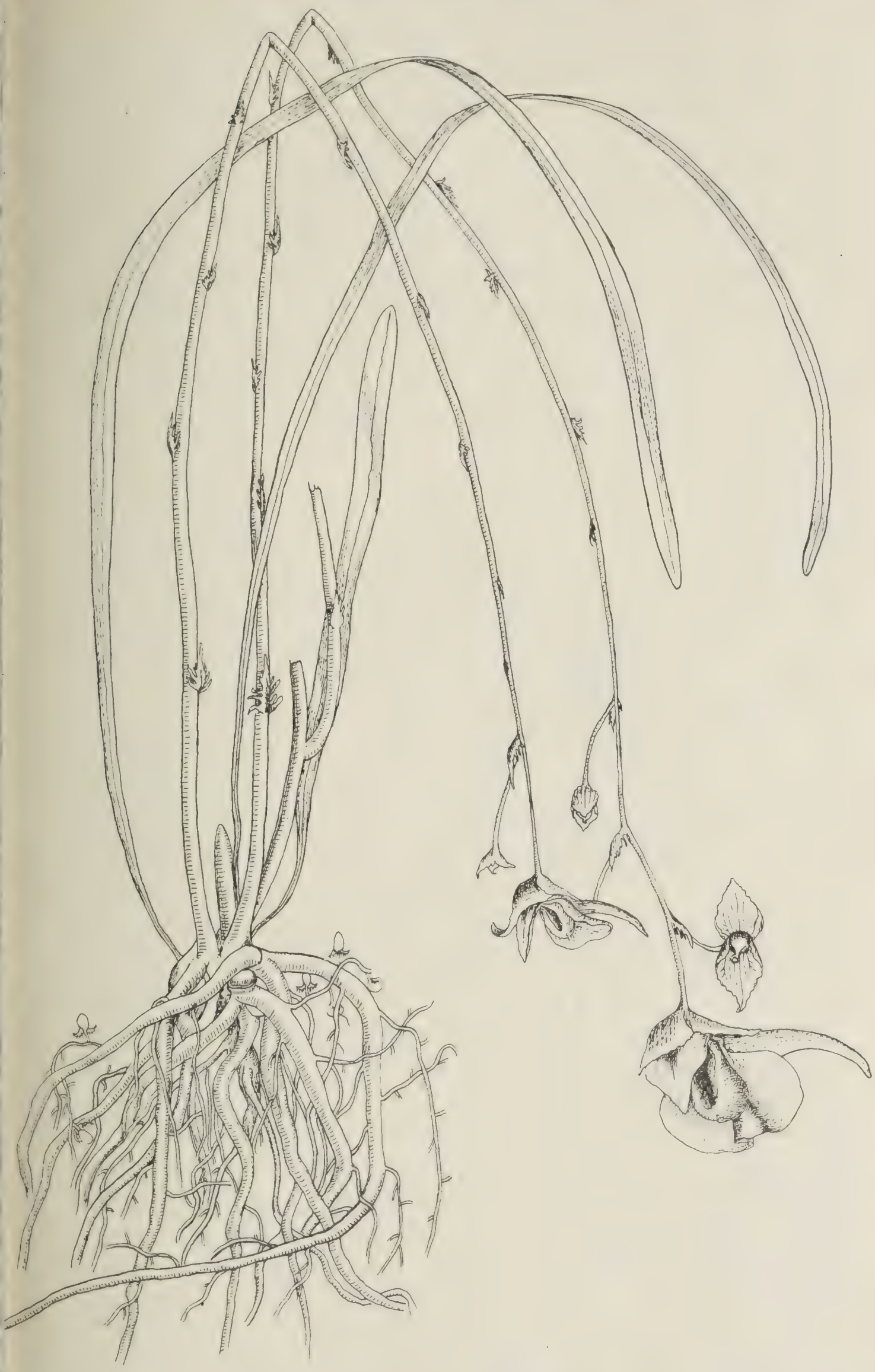


Fig. 21. Utr. Glückii Luetzelburg.
An der Basis das Ausläufergewirr mit Rhizoiden und Blasen. Die langen derben Infloreszenzstiele tragen zerschlitzte Schuppen und langgespornte Blüten mit breiter, radförmiger Unterlippe, in der Mitte helmförmig gebogen. Die ebenso langen Blätter sind vollständig blasenlos.

Die stattliche Spezies mit ihren langen, schmalen, harten Blättern, ihrem hohen Infloreszenzschaft und dem schlanken Gesamtaufbau dürfte in der Savannah besonders aufgefallen sein. Wie mir B. Othmer mitteilte, wächst sie unter Gras und streckt ihre gelben Blüten weit über dasselbe hervor, da sie sich vom Substrat auf eine Höhe von 45 cm erheben kann. Die Ausläufer sind stark entwickelt und fest mit dem Sandboden auf der Savannah verwachsen, reichlich verzweigt und kräftig gebaut, sie haben das Aussehen des Wurzelsystems einer Graminee. An den verzweigten, dünnen Ausläufern stehen die Blasen an kurzen Stielen in $^1/_2$ Divergenz. Die Blasen waren fast alle abgefallen oder besser gesagt abgerissen, und so hatte ich von dem sonst so schönen und zahlreichen Material nur 5 Blasen im ganzen zum Studium übrig.

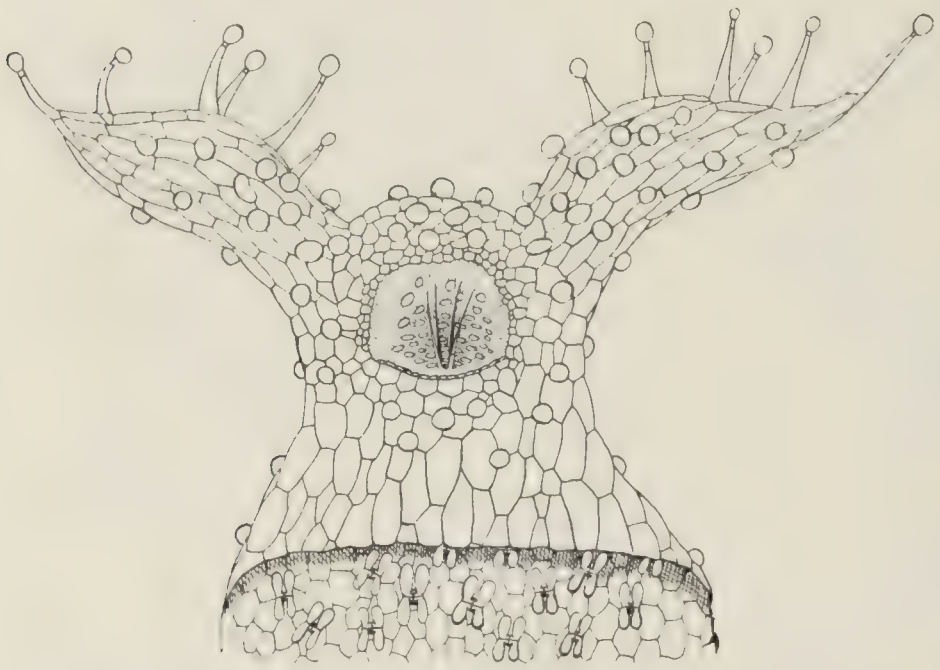


Fig. 22. Schnitt durch die Blase von Utr. Glückii, die Antennen und die Klappe abtrennend. Die Klappe trägt viele runde, kurzgestielte Schleimhaare und auf ihrer Mitte die schon öfters beobachteten 4 Borstenhaare.

Wie bei allen Landformen sind die Blasen sehr klein, 0,5 mm im Längsdurchmesser (während z. B. große Blasen von Vulgaris 5,8 mm und mehr öfters erreichen). Die Antennen sind flügelartig mit randständigen, langgestielten Drüsenhaaren, die Schleim absondern, versehen (Fig. 22). Die Antennenflügel sind mit der Spitze etwas nach außen gewendet, 12 Zellenlagen breit und endigen in ein langgestieltes Schleimhaar mit rundem Köpfchen, gleichgestaltig mit den randständigen (Fig. 23). Die kleine Klappe trägt am unteren Drittel ihrer Breite die 4 Borstenhaare, die wir schon von unseren einheimischen Arten kennen, ferner noch die biskuitförmigen, kurzstieligen Haare auf der Klappe, wie sie uns von Amethystina her bekannt sind. Ich zählte deren 21, manchmal auch nur 15. Die Zellenstruktur der Klappe ist die gleiche, wie sie schon Meierhofer[1]) abbildet, bei der einheimischen Vulgaris, nur sind die Ver-

1) H. Meierhofer, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der der Utricularia-Blasen. Flora, Bd. 90 (1902), pag. 84 ff.

dickungsleisten etwas dicker und kürzer. Die sezernierenden Haare sind von mehr rundlicher, ovaler Form und haben auch vier Haarbalken, wie ich überhaupt eine solche 4-Balkenform bei allen bisher untersuchten Arten gefunden habe. Wir dürfen also diese Blasen, falls wir sie systematisch einrechnen wollten, zu den flügelantennentragenden, zum Amethystinatypus rechnen. Die, wie oben angeführt, etwa 45 cm lange Infloreszenzachse trägt kleine, 7spaltige Schuppenblätter ohne starke Tracheïdenbildung wie bei Amethystina, ferner 2—4 schöne, der allgemeinen Form nachgebaute Blüten; die Kelchblätter sind ziemlich gleich an Größe, meist 15nervig, breiteiförmig zugespitzt. Die breite, im Umriß dreieckige, obere Blütenkrone kommt dem Kelchblatt an Größe ziemlich gleich, die Unterlippe ist schwach ausgerandet, in der Mitte nach aufwärts gekrümmt, hufeisenförmig höckerig. Der ziemlich lange, nach aufwärts gekrümmte Sporn überragt die Blüte um die Hälfte seiner Länge. Und nun die eigentümlichen, gleich langen Blätter, die wirklich gar nicht einer Utricularia zugedacht werden könnten. Diese Derbheit, die Länge, der anatomische Bau dieser Blätter hat noch kein Analogon unter den bereits bekannten Arten gefunden. Die nur bis zu 2 mm breiten Blätter verschmälern sich gegen die Basis etwas bis zu 1 mm und endigen in eine stumpfe Spitze. Der Querschnitt zeigt ein medianes Gefäßbündel mit zwei bis drei seitlichen. Die Gefäße sind zerstreut angeordnet, ebenso die Siebröhren, hie und da findet man im mittleren Bündel auch 2—5 Steinzellen (Fig. 25). Die ganze Epidermis ohne Ausnahme ist steinzellenartig verdickt und läßt die kleinen, mit verdickten Nebenzellen versehenen Spaltöffnungen wenig eingesenkt zwischen sich. Diese steinzellenartige Epidermis bedingt auch den derben, festen

Fig. 23. Utr. Glückii Luetzelburg.
Blase von außen. Die beiden nach auswärts gekrümmten Antennen tragen langgestielte Schleimhaare und verdecken den Blaseneingang fast vollständig.

Bau des langen Blattes. Die Nebenzellen verlaufen wie die Spaltöffnungen hier der Längsachse der Blätter. Keimpflanzen konnte ich leider bei der Art nicht finden. Das Ausläufergeflecht war auch schon zu sehr ausgewaschen und geradezu gereinigt, als daß ich noch etwas darin hätte finden können. Um die Pflanze nochmals kurz mit den hauptsächlichsten Eigenschaften zu kennzeichnen, möchte ich noch folgendes wiederholen:

Fig. 24. Querschnitt durch ein Blatt von Utr. Glückii. Die Epidermiszellen sind sehr stark verdickt, Ober- und Unterseite des Blattes ziemlich gleich ausgebildet. In der Mitte Gefäßbündel mit Siebröhrengruppen und einzelnen Steinzellen.

Planta graminiformis, cc. 37 cm alta, foliis cc. 35 cm longis et 2 mm latis, basi sensim attenuatis, acumine obtusis, coriaceis, non ampulliferis, stolonibus divisis ampulliferis, foliiferis, scapo squamato 2—4 floro, 37 cm bis 42 cm alto, robusto, filiformique, squamis rotundatis oblongis margine dilaceratis, floribus flavis, labio superiore obcordato, inferiore integro, orbiculato medio fornicato calcare curvato, obtuso calicis lobis aequalibus obovatis acuminatis. Planta in solo humido inter gramina crescere videtur in insula Trinidad (savannah Aripo).

Dieser Pflanze beigepackt war eine äußerst kleine, zierliche, höchst merkwürdig gebaute Form von einer Wasserutricularia, die nach dem beigegebenen Etikett ebenfalls der Ariposavannah entstammte und leuchtend rote Blüten trägt. Das ganze Pflänzchen, d. h. das größte Stück eines solchen Pflänzchens maß 7 cm und trug ganz den Charakter eines Ausläufers. Zahlreiche Blasen ermöglichen nur einigermaßen das genauere Studium dieser höchst interessanten Pflanze. Auch mit dieser Spezies stimmt keine Diagnose überein, sie ist mit U. purpurea offenbar nahe verwandt, die Pflanze ist aber zu unvollständig, um nach dem Vorhandenen eine Diagnose zurechtzulegen. Um sie jedoch nicht namenlos durch die Beschreibung zu schleppen, habe ich ihr ad interim den Namen Elephas zugelegt, wegen des elephantenrüsselähnlichen Fortsatzes am Teil der Blase zwischen Stiel und Widerlager (Fig. 25). Eine lateinische Diagnose muß wegen der oben schon angeführten Unvollständigkeit unterbleiben. Der einem Ausläufer sehr ähnliche Achsenteil (Wassersproß) dieser Pflanze trägt vier kreuz-

ständige, blattähnliche Gebilde, die fiederschnittig sind und deren fünf Zipfel an ihrer Spitze je eine Blase tragen. Das endständige Blatteilchen trägt auch eine Blase, dem Aussehen nach einem unpaarig gefiederten Blatt nicht unähnlich, dessen

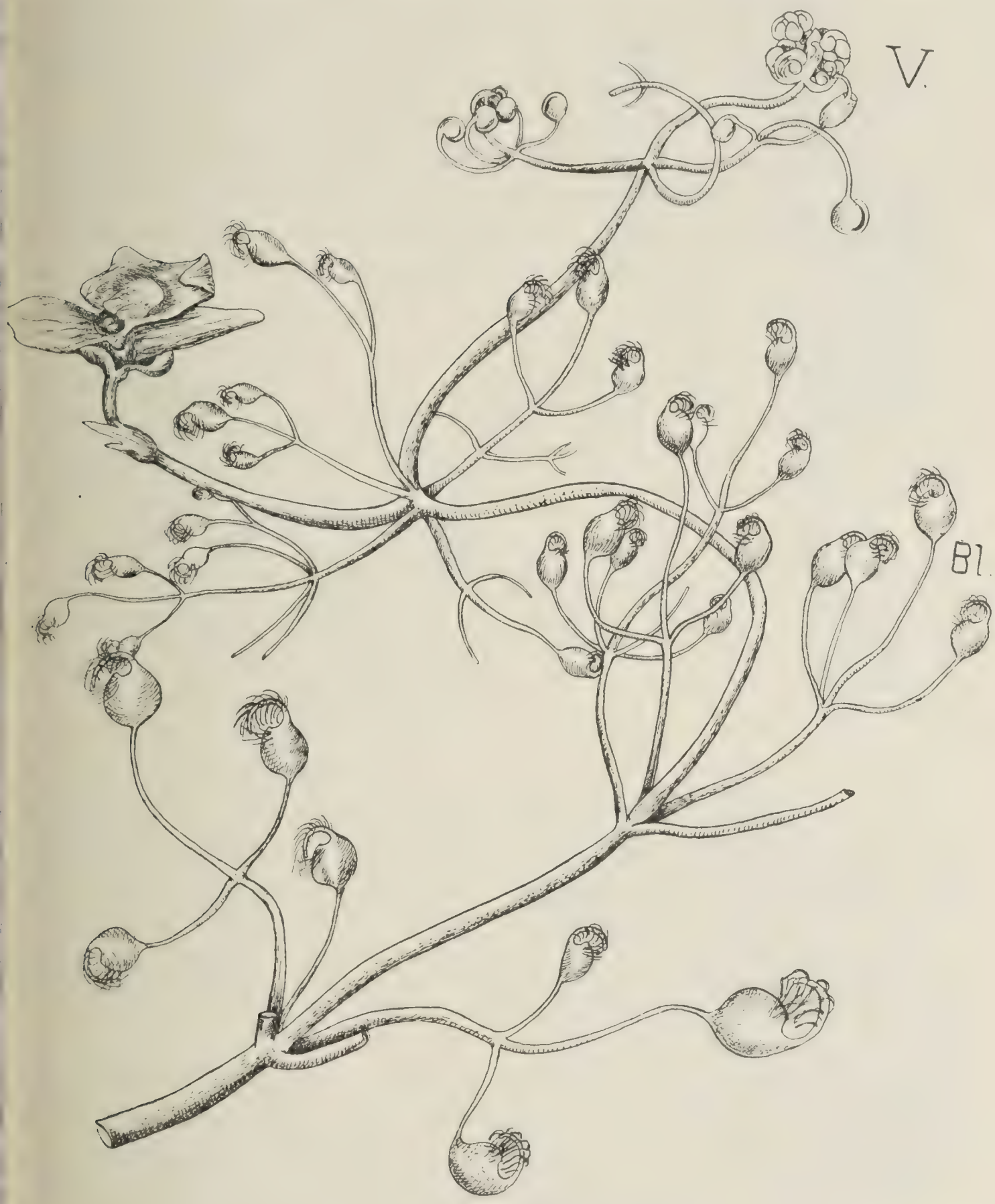
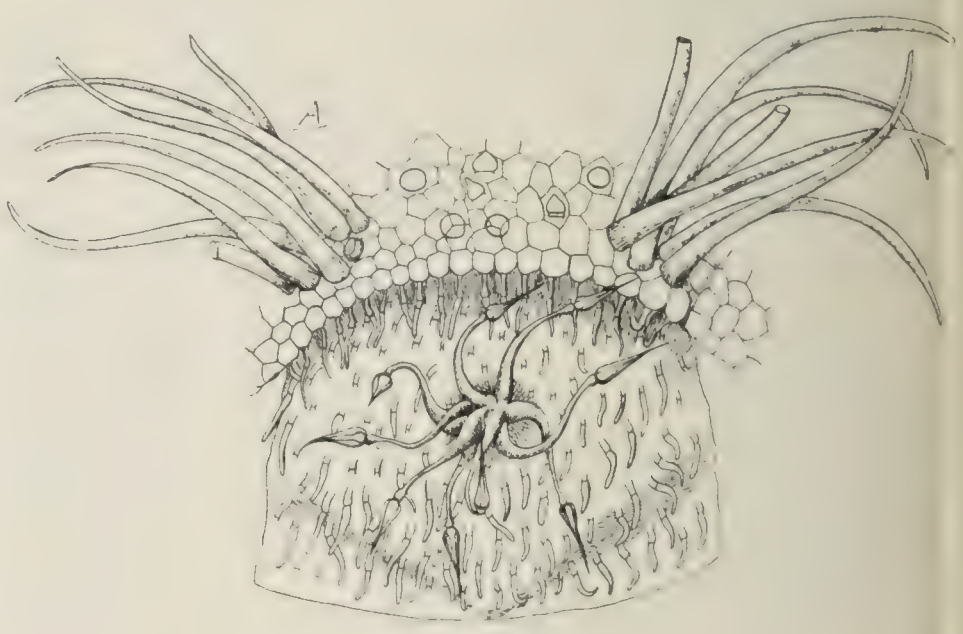


Fig. 25. Utricularia Elephas Luetzelburg.
Eine blühende Pflanze mit typischem Bau der Wasserutricularien, stark zerteilten Blättern *Bl* und langen Internodien. Die Blattzipfel tragen hier Blasen von eigentümlichen Bau. Der Vegetationspunkt *V* ist von den stark nach innen eingerollten jungen Blättern vortrefflich geschützt.

Fiederchen äußerst dünne Blattzipfelchen sind. In der Mitte der zu je zwei „Blatt"paaren angeordneten Blätter steht die Blüte über und über mit Schleimhaaren bedeckt. Die Blüte, die ich nur in einem Exemplar vorfand und die noch sehr zerknüllt und zerdrückt war, ist nach dem allgemeinen Bau entwickelt. Oberlippe ist breit, mit wenig an der Spitze ausgebuchtetem Rand, die untere Lippe trägt den gerade nach abwärts gerichteten Sporn mit der spitzzulaufenden dreihöckerigen Oberlippe. Die Höcker stehen im Dreieck zu einander.

Die Blüte ist in der Knospenlage mit viererlei Schleimhaaren bedeckt. Der Kelch und die dem Kelchblatt eigentümlichen zwei hakenförmigen Anhängsel oder Verlängerungen nach unten sind mit

Fig. 26.



Flg. 27.

Fig. 26. Junge Infloreszenz von Elephas. Kelchblätter mit Anhängseln *A*. Außerdem auffallend der dichte Schleimhaarbesatz, gebildet aus viererlei Schleimhaaren, länglichrunden bei I, übergehend in längliche bei II, die dann gitterförmigen Raum geben bei III und keulenförmigen langen Schleimhaaren bei IV. Ein gutes Beispiel der Mannigfaltigkeit der Schleimhaarausbildung bei den Utricularien.

Fig. 27. Klappe von Utr. Elephas, auf deren Mitte ein Knäuel dreizelliger Schleimhaare mit spitzer Endzelle sitzt. Die Klappe trägt außerdem wurmförmige, kleine Schleimhaare. Oben die beiden Antennenbüschel *A*.

langen wurmähnlichen Schleimhaaren besetzt, sowie auch die Basis des Blütenstandes (Fig. 26). Unter dem Kelch finden wir runde, ovale, weiter nach unten tellerförmige und mit Gitter durchbrochene Schleimhaare. (Dem Bau nach vergleichlich mit den Sporndrüsen von Polypompholyx, F. X. Lang a. a. O., pag. 149.) Weiter unten am Blütenstiel finden wir dann wieder Übergänge zu den langen etwas gekrümmten Haaren, die am Kelch ebenfalls sitzen. Das wichtigste an der kleinen Spezies, die Blasen, mögen nun näher beschrieben sein. Für den ersten Augen-

blick machten sie auf mich den Eindruck, als ob sie verkehrt gebaut wären, die Klappe nach unten und die Antennen ebenfalls gegen den Stiel zu gerichtet, doch bei näherer Orientierung nach der Klappe findet man sich bald zurecht, und die eigentümliche Form ist bald geklärt (Fig. 27). An Stelle der Antennen in Form von Lappen oder einzelnen Haaren steht hier an beiden Ecken ein ganzer Büschel von dreizelligen langen, unten etwas dickeren, oben stumpf endenden Haaren; unter diesen umsäumt eine regelmäßig angeordnete Zellenreihe mit langen dünnen Schleimhaaren den oberen Klappenrand. Die Klappe selbst ist wiederum mit Leistenwandzellen aufgebaut und dicht mit dreizelligen langen, etwas nach vorn gekrümmten Haaren bedeckt (Fig. 28).

Auf der Klappe selbst, auf einem kleinen Zellhöcker, sitzen an

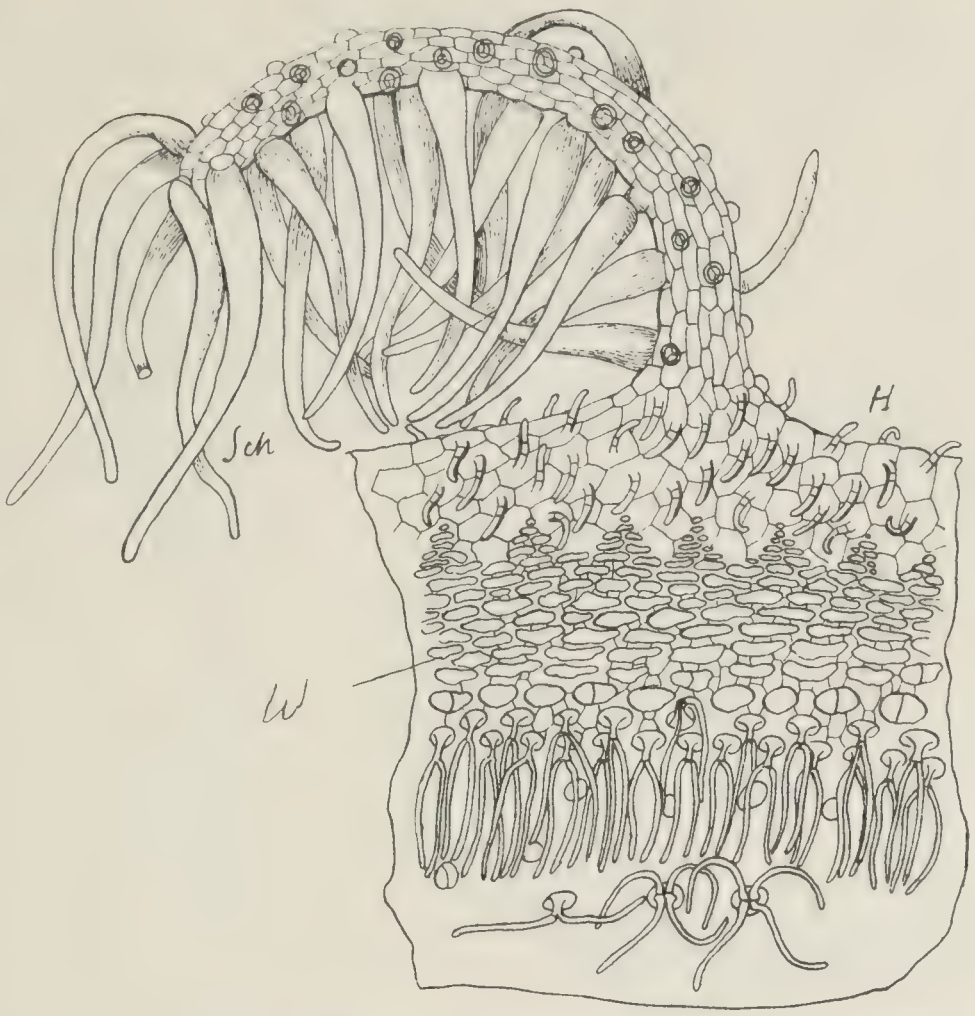


Fig. 28. Der Rüsselfortsatz an der Blase von Utr. Elephas Luetzelburg dicht mit Schleimhaaren *Sch* besetzt. Die Basis des Fortsatzes geht in das Widerlager über mit den charakteristischen Schleimzellen *W*. Die kurzen Schleimhaare bei *H* finden wir an der ganzen Außenseite der Blase.

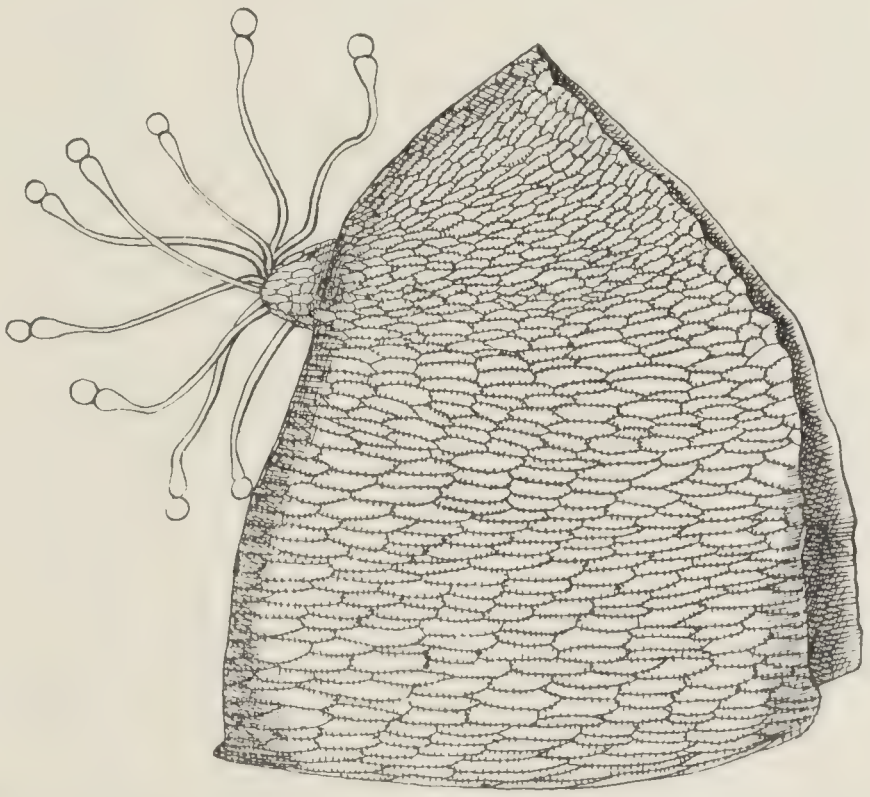


Fig. 29. Freipräparierte Klappe von Utr. purpurea mit Schleimhaarpolster, dessen Schleimhaare runde Endzellen haben zum Unterschied von Utr. Elephas. Siehe diese. Sehr stark vergrößert.

ihrer Basis etwas dickere Schleimhaare, deren Endzelle zugespitzt ist und der zu einer kleinen Kugel angeschwollenen Mittelzelle aufsitzt. Wir haben hier also eine Klappe vor uns, die ganz ähnlich der Purpurea gebaut ist (vgl. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen) (Fig. 29). Auch bei dieser, übrigens ebenfalls antennenlosen Blase haben wir vereinzelte lange, etwas gekrümmte Schleimhaare, dann aber auch, und zwar auf dem oberen Drittel der Klappe ein ziemlich weit vorstehendes Zellpolster, auf dem Schleimhaare mit köpfchenartig angeschwollener Endzelle und langer Mittelzelle sitzen. Das Widerlager ist nach ziemlich gleichen Vorbildern gebaut, die Pflasterepithelzellen endigen in sieben dreieckigen, sich allmählich auskeilenden Schleimhaargruppen, diesen folgen dann nach außen zu die schon öfter erwähnten langen Schleimhaare und zuletzt der rüsselähnliche Fortsatz, gebaut wie eine Antenne, wie bei Ochrolenca z. B., und besetzt mit runden Köpfchenhaaren und langen, an der Basis dickeren, stumpfen Haaren, die gegen die Rückseite gerichtet sind. Wie schon öfter erwähnt, war es diese Art von Blasen, bei denen ich das schönste Beispiel und den auffallendsten Beweis der Goebel'schen Deutung der Blattnatur der Blasen fand. Es ist die oben schon näher beschriebene Blattblase, die alle Merkmale einer Elephas-Blase mit der Form eines Blattes mit Spreite und Blattstiel vereint. Zum Schluß möchte ich noch anfügen, daß bei dieser Wasserutricularie die Blätter zweizeilig angeordnet sind, wie bei allen Wasserutricularien. Vergleichen wir einmal den freipräparierten Vegetationspunkt von Vulgaris (Goebel, Pflanzenbiol. Schild.) und den von Elephas, so stimmt der Gesamtbau wohl überein (Fig. 30). An Stelle des ersten Blatthöckers bei Vulgaris finden wir bei Elephas schon einen breiter angelegten Höcker, der einheitlich angelegt war, später sich bald teilte und mit einer Gewebebrücke noch mit dem anderen Höcker in Verbindung steht, bis sich auch er (wie bei Vulgaris erst später) in zwei getrennte Blättchen

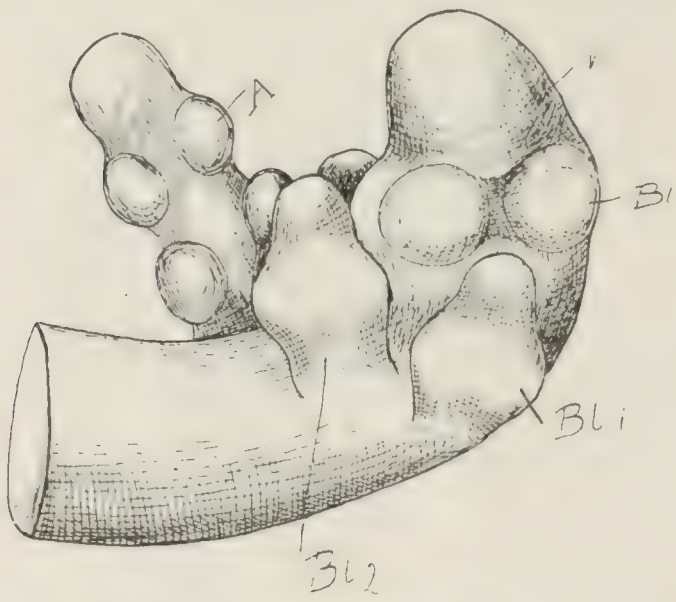


Fig. 30. Vegetationspunkt eines „Sprosses" von Utr. Elephas Luetzelburg.
V Spitze. *Bl* die Blattanlage, die durch eine Gewebebrücke vereinigt die beiden vorbrechenden Blätter zeigt, in Form von 2 Höckern. Die Blätter haben sich voneinander getrennt, Bl_1 Bl_2 nur sind zweizeilig angeordnet wie bei allen bisher beobachteten Wasserutricularien. Im Hintergrund ein älteres Blatt mit Blasenanlagen *A*.

weiter entwickelt, wie wir an dem Bild deutlich sehen können. Es sind also alle Wasserutricularienblätter als einzelne Höcker zweizeilig angelegt.

Ich möchte nun auch diesen noch unsicheren Boden verlassen und mich wieder einer bereits sichergestellten, wenn auch noch allzu wenig bekannten Art zuwenden, bei der wir ein Festklammern an der alten Landform und einen Übergang, ja schon direkt eine Anpassung an das Wasser und noch dazu an fließendes Wasser konstatieren können. Diese interessante Form ist die bisher die Gruppe „Avesicularia" (nach Kamienski, Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien, IV, III b, pag. 121) bildende U. neottioïdes. (Von G. Schwacke in Brasilien gesammelt.)

Kamienski spricht dort auch von pinselartig verteilten Sprossen. Verlassen wir jedoch die neueren Angaben und wenden uns zur Originaldiagnose von St. Hilaire, die zum Teil auch De Candolle, Prodromus, Bd. VIII, pag. 8, aufgenommen hat. St. Hilaire schreibt in seiner Monographie[1]) pag. 38: „Radices plures, patentissimae . . . . . hinc et inde ramulos seriales, crassos, breves, inferne agentes, quibus planta rupibus affigitur, ut Hedera helix arboribus aut muris."

Dann weiter folgt in der langen Diagnose die Bemerkung „folia basi capillacea". St. Hilaire also spricht von Blättern. De Candolle führt auch Folia an. Sylven (Die Genlis. u. Utr. des Regnell'schen Herbars. Arkiv för Botanik 1908, Bd. VIII, Nr. 6) bringt eine Herbarnotiz „Matto grosso Brasilien", dabei die Bemerkung „in aquis altis rivuli per cabeceira paludem (etiam specimina parva humilia in lapibus maioribus magnis fluentibus. Malure II, 1951.) Die Frage, die dort noch offen gelassen, ob wohl die von Kamienski aufgestellte Spezies U. Glaziovana Kam. nicht doch eine Neottioïdes sein könnte, würde sich vielleicht durch Untersuchung etwa vorhandener Blasen oder der Placenta bald entscheiden lassen. Auch eine Abbildung eines kleinen Blütenstandes erläutert die Beschreibung (bei Sylven). Von Blättern und Blasen ist nicht die Rede. (Leider ist die Besprechung der Blasen bei den einzelnen Spezies bei Sylven zu vermissen.)

Nach meinen Untersuchungen an dem von Goebel in liebenswürdiger Weise mir zur Verfügung gestellten schönen Material kann ich die Maße 12—17 cm für die ganze Länge der Pflanze angeben.

1) Monographie des Primulacées et des Lentib. du Brésil merid. par A. de St. Hilaire et F. de Girard. Extrait des Comptes rendus des Séances de l'Académie des Sciences d'Orléans 1838. Species No. 12.

Sie ruht auf einem stark ausgebildeten wurzelähnlichen Ausläufersystem (Radices bei St. Hilaire), das unter sich durch unregelmäßige Verzweigung und anastomisierende, sich begegnende Seitenausläufer zu einem netzartigen Geflecht wird. Steine und feste Holzpartikelchen sind davon fest umklammert, und die mit vielen Schleimhaaren besetzte Sohlenseite der Ausläufer, die auch lamellenähnliche Seitenlappen tragen, vervollständigt das feste Adhärieren an die Unterlage, damit die, wie oben geschildert, in fließendem Wasser wachsende Pflanze nicht fortgerissen werden kann (Fig. 31). Direkt unter dem Infloreszenzschaft sind die Ausläufer stark angeschwollen und auf dem Querschnitt zeigt sich ein reicher Gehalt an Stärke. Sie sind also auch noch Reservestoffbehälter. Der anatomische Bau bringt nichts Neues. Unter der Epidermis eine Lage von Steinzellen, ein ziemlich reduziertes Bündel mit einem Gefäß und drei Siebröhrengruppen vervollständigen das anatomische Bild (Fig. 34). Der etwa 15-17 cm hohe Infloreszenz-

Fig. 31. Utr. neottioïdes. Blühende Pflanze. An der Basis das Gewirr von Ausläufern und Rhizoïden zu Haftorganen umgebildet. An der Infloreszenzachse die langen, reich gegliederten Blätter, die zum Unterschied von Utr. Herzogii bis weit hinunter noch die langen Schleimhaare *Schl* tragen. An der Basis des untersten Blattes entspringt ein Ausläufer mit Schleimhaaren an der Bauchseite *A*.

schaft trägt nur wenige kleine Schuppen, die an der Basis abstehen (Fig. 32). Eine kräftige Pflanze hatte aus der Achsel dieser Schuppe zwei solche pinselartig gebaute Blätter neben einem Ausläufer hervorgebracht. Bei anderen Schuppen konnte ich nur den Rest des Blattstiels von vier bis fünf Blättern vorfinden. Die interessanten dünnen, 0,3 mm, dicht behaarten, ziemlich langen (bis 15 cm) pinselartigen Blätter sind in feine Blattzipfel zerteilt, die meist zu vier oder fünf in sechs bis sieben Stockwerken aufgebaut sind und in einem mehr oder weniger spitzen Winkel zueinander stehen (Fig. 33).

Fig. 32.

Fig. 32. Rhizoidengeflecht von Utr. neottioïdes von oben gesehen. *A* Inflor.-Achse. *L* die Haftlamelle, eine Verbreiterung der Bauchseite des Rhizoïds.

Fig. 33. Blattspitze von Utr. neottioïdes mit starkem Schleimhaarbesatz. Die keuligen Endzellen dieser dreizelligen Haare stehen von der Oberfläche in einem Winkel von 60° ab und gehen zum Unterschied von Utr. Herzogii sehr weit am Blatt herunter.

Fig. 33.

Bei der untersten Etage teilt sich jedes Blatt meist in drei bis fünf Teilblättchen oder Zipfel, die sich dann ihrerseits wieder gleich so aufbauen und verzweigen. Die Blattspitze ist von einer Menge langer Schleimhaare umgeben, es wächst dabei ungefähr jede 2. oder 3. Zelle zu einem solchen Haar aus, das 6—10mal den Blattzipfeldurchmesser an Länge erreicht. Sie, die Haare, scheiden sehr viel Schleim aus, den man noch in Alkohol nachweisen kann. Für die überaus feine Blattzerteilung sucht sich auch St. Hilaire eine Erklärung, wenn er schreibt: „an Ranunculi aquatilis more vere decomposita? an potius primum integra, sed, parenchymate aquis mox destructo, nervi superstites?“ Die Infloreszenzachse trägt bis zu

12 Blüten mit kleinen an der Spitze stark verbreiterten Kelchblättern; die Gestalt stimmt genau mit der Abbildung bei Sylven überein, sowie auch die Blüte, die einen sehr kurzen Sporn, eine dreilappige Unterlippe und einen großen Höcker auf der Mitte der Lippe trägt. Die Frucht,

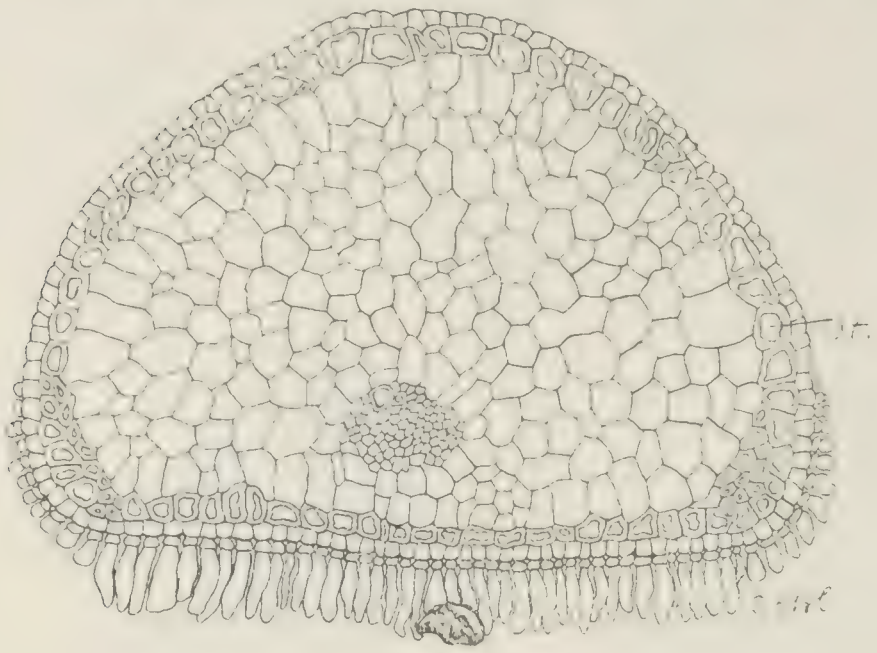


Fig. 34.

Fig. 34. Querschnitt eines Rhizomastes von Utr. neottioïdes. In der unteren Hälfte das Gefäßbündel mit zwei rudimentären Gefäßen, und einigen Siebröhren. Die Bauchseite trägt die Schleimhaare *Schl*, mit denen sich die Rhizome an der felsigen Unterlage festhalten. Unter der Epidermis eine Lage von Steinzellen *St*.

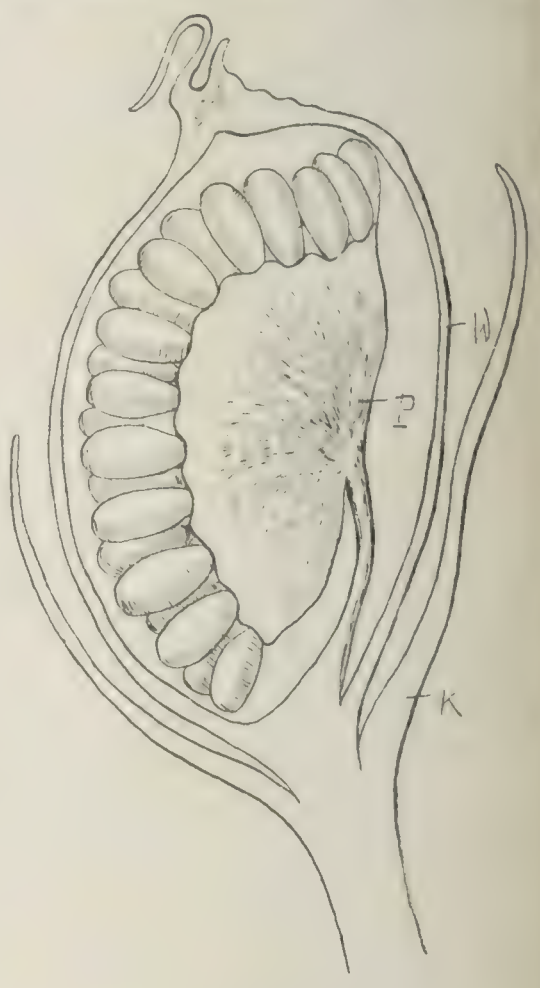


Fig. 35.

Fig. 35. Utr. neottioides. Kapsel längsgeschnitten; die gestielte einseitswandige Placenta mit den vielen Samen zeigend *P*. *R* Kelch. *W* Kapselwand.

die Kapsel (Fig. 35), bietet auch ganz besonders gute Merkmale für diese Gruppe. Schneidet man eine solche Kapsel der Länge nach durch, überrascht uns sofort die eigenartig gebaute Plazenta: sie wird von einem kurzen, etwas zur Seite gebogenen Stiel getragen. Die Plazenta selbst ist scheibenförmig, an den Rändern stark abgerundet und trägt die Samenanlagen nur auf der einen Seite. Sie sind wie kleine runde Vertiefungen in das Plazentargewebe eingesenkt. Die Samen waren von eiförmiger Gestalt mit einer netzig grubigen Außenhaut umgeben, und zeigten keinerlei Sproßdifferenzierung am Embryo, d. h. der Vegetationspunkt war nicht gegliedert, sondern bildete einen runden

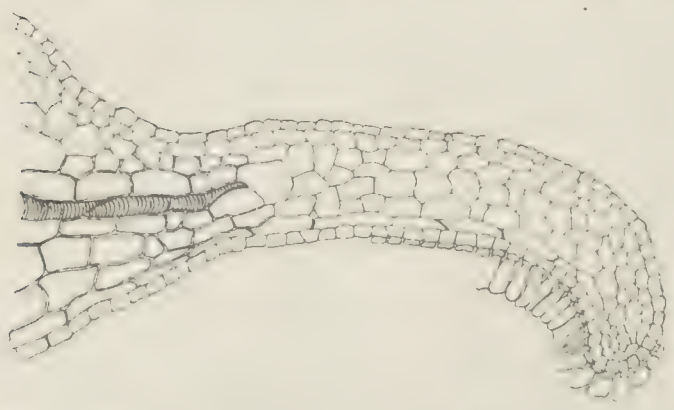


Fig. 36. Querschnitt eines Rhizoids von Utr. neottioïdes mit zahlreichen Schleimhaaren an der Unterseite. Die Lamelle ist eben daran, ein Felsstück mit der Spitze zu umklammern. Solche Lamellen tragen auch die betreffenden Ausläufer.

Höcker. Blasen konnte ich trotz eifrigen Suchens keine einzige finden, doch möchte ich es ausser allen Zweifel stellen, daß auch Neottioïdes Blasen trägt und zwar wohl wie die folgende Art an den lang zerteilten Blättern, da wo sie zerteilt sind. Es kann hier leicht wie bei der nächsten zu beschreibenden Art anstatt der Seitenzipfel des Blattes eine Blase auftreten. Da aber die Blätter von dieser Spezies nur in Bruchstücken vorlagen, so ist es leicht möglich, daß man an ganzen, noch jungen Blättern Blasen hätte finden können. Zum Schluß möchte ich noch bemerken, daß die krallenartigen Ausläufer nicht einzig dastehen, sondern ein Analogon schönster Art bei der nächsten Art finden. Typisch hakenförmige Umbildungen von Seitenausläufern oder anderen Organen trägt auch die Utr. neottioïdes an ihren blattartigen Ausläufern, sie sind etwa handförmig, sehr klein und stehen in zweizeiliger Anordnung (Fig. 36).

Die zweite Spezies, die am Schlusse der Neottioïdes, öfters genannt wurde und ihr auch sehr ähnlich ist, habe ich dem Entdecker derselben zu Ehren Utr. Herzogii genannt (Fig. 37). Sie ist von Dr. Herzog in Bolivia gesammelt und wurde mir als Herbarmaterial zugesandt. Durch geeignete Mazeration und durch Aufkochen in einer Mischung von Alkohol, Ammoniak, Kalilauge und Wasser zu gleichen Teilen gemischt, erhielt ich ein brauchbares, zur weiteren Untersuchung geeignetes Material. Nach den Notizen, die bei sieben Exemplaren lagen, wächst die Pflanze an Felsen, die ständig von Wasser berieselt sind, also wohl an gleichen oder doch ganz ähnlichen Standorten, wie die Neottioïdes. Auch bei diesem schmächtigen, kaum 15 cm hohen Pflänzchen finden wir wohl dem Standort angepaßt die gleichen festen, an dem einen Ende etwas angeschwollenen Ausläufer, die ebenfalls die seitlichen Lamellen an den Flanken ihrer Ausläufer tragen, auch an der Unterseite die zahlreichen Klebhaare ausbilden.

Ein kleiner Unterschied von der Neottioïdes: Die Ausläufer (Fig. 38), die alle möglichen Krümmungen, den Unebenheiten des darunter liegenden Gesteins angeschmiegt, ausführen, sind an ihrem Ende stark hakenförmig umgebogen, und das Hauptunterscheidungsmerkmal zwischen den Ausläufern der Neottioïdes und Herzogii: die Ausläufer bei Herzogii lassen auf ihrem Rücken manchmal Blätter hervorbrechen, die von zwei kurzgestielten Blasen flankiert sind. Wir haben also wieder einmal Blasen vor uns, die aber schon in ihrem Gesamtaufbau von den meisten anderen abweichen, doch darüber später. Dieses Blatt, das sich in gleicher Ausbildung und gleichem Aufbau auch noch in der Achsel der Infloreszenzschuppen findet, zu zwei oder drei hervorwachsend, ist ebenfalls sehr lang, fast so lang wie die ganze Pflanze, auch in

Fig. 37 (Erklärung vgl. pag. 201 unten).

Stockwerken aufgebaut und in jugendlichem Zustand sehr stark behaart. Das an der Spitze (wie viele Utricularienblätter) anscheinend lang fortwachsende Blatt hüllt seinen Vegetationspunkt in eine förmliche Kappe von langen, nach unten dicker werdenden Schleimhaaren ein.

Diese Schleimhaare fallen jedoch bei Herzogii sehr bald ab und lassen ungefähr 1 mm unterhalb ihrer Vegetationsspitze nur mehr an den stehenbleibenden, näpfchenartigen Basalzellen ihre ehemalige Anwesenheit erkennen.

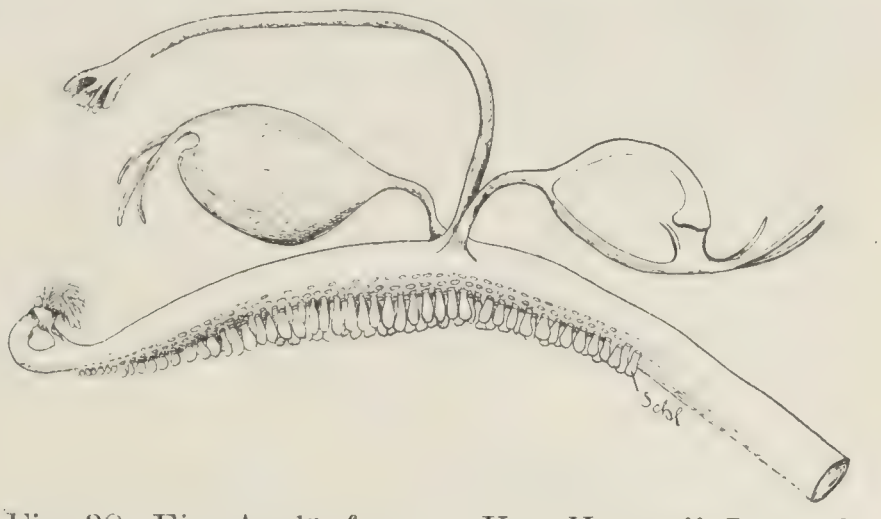


Fig. 38. Ein Ausläufer von Utr. Herzogii Luetzelburg mit Blättern und Blasen und den zahlreichen, reihenweise angeordneten dreizelligen Schleimhaaren *Schl.*, womit sich die Ausläufer an der Unterlage festhalten.

Ich sah immer bei der untersten den Ausläufern zunächst stehenden Schuppe drei bis fünf solcher Blätter hervortreten, dann noch bei den

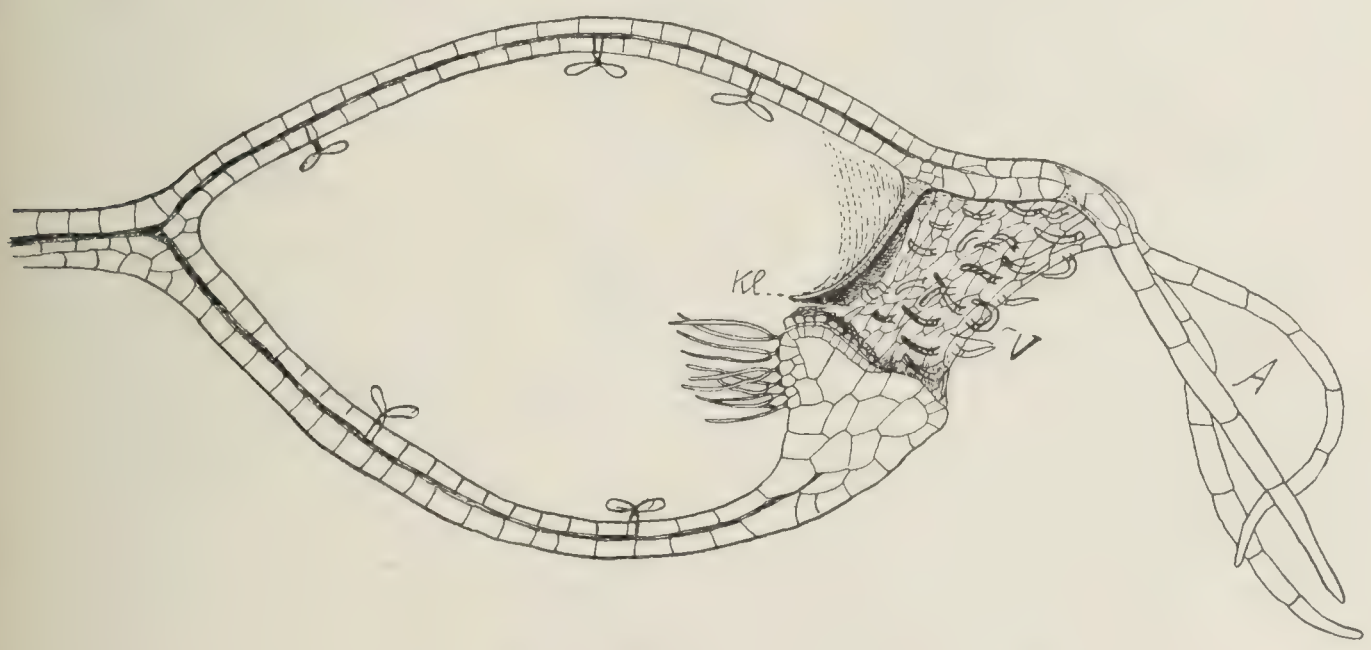


Fig. 39. Blasenlängsschnitt von Utr. Herzogii.
Von der Basis der Antennen *A* zieht sich bis zum Widerlager eine Lamelle mit reichem Schleimhaarbesatz. *V* der Vorhof. Die Klappe *Kl* steht ziemlich weit zurück. Beispiel einer Vorhofblase.

Fig. 37. Utr. Herzogii Luetzelburg. Ganze blühende Pflanze. An der Basis die als Haftorgane fungierenden Rhizoiden *Rh*, dazwischen die Ausläufer *A* mit Haftlamellen *L*, an deren Schleimhaaren noch Steinchen *St* anhaften. Den unteren Schuppen entspringen in der Achsel die langen, dünnen, blasentragenden, viel zerteilten Blätter *Bl*, bei *H* noch ein junges, einem Ausläufer *A* entspringendes Blatt an der Spitze dicht mit Schleimhaaren besetzt. Die Blüte zeigt den kurzen Sporn und (die obere Blüte etwas von unten gesehen) die eigentümliche Faltung der Unterlippe. *Sch* Schuppen, nur in der Mitte angeheftet. Spitze und Basis sind von der Infloreszenzachse abgewendet.

nächst höheren zwei Schuppen, die vierte Schuppe am Infloreszenzschaft hatte keine Blätter mehr. Ferner sah ich an der stärksten Pflanze fünf Blätter an den verschiedenen Ausläufern entstehen, welche wie oben erwähnt, immer von zwei Blasen flankiert und am Vegetationspunkt schon sehr früh ausgebildet sind, weit früher als das Blatt, das in ihrer Mitte steht. Beifolgendes Bild (Fig. 40) möge diese Aufeinanderfolge der Blasen und Blätter in ihrer Entwicklung zeigen. Den Infloreszenzstiel weiter hinauf stoßen wir auf die Blüten. Der Kelch ist ungleichmäßig geformt und schmiegt sich fest der Blüte an. Der Oberlappen des Kelches

Fig. 40. Utr. Herzogii Luetzelburg. Vegetationsspitze mit einem jungen Blatt, das an der Spitze schon die einzelnen Blattäste zeigt *F*. Das Blatt ist rechts und links von je einer langgestielten Blase begleitet *A*.

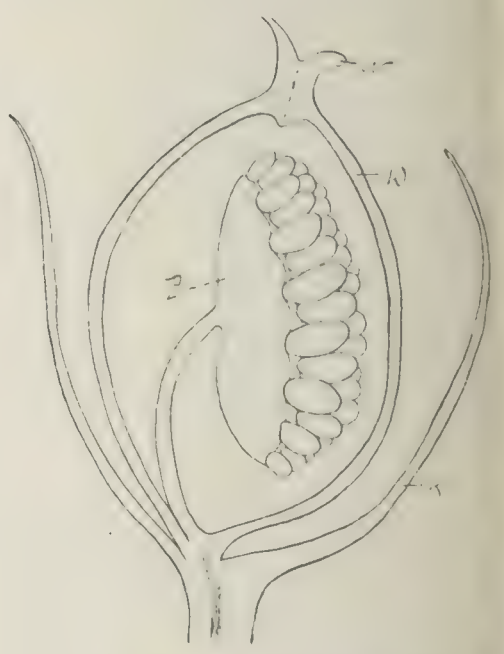


Fig. 41. Kapsellängsschnitt von Utr. Herzogii (gleichen Baues wie Utr. neottioides). Die einseitswandige scheibenförmige Placenta *P* ruhte auf einem langen Stiel. *K* Kelch. *W* Kapselwand. *N* Narbe.

ist eiförmig länglich und stumpf, der untere Lappen eiförmig und oben ziemlich breit abgeschnitten stumpf. Die Blüte ist klein, es sitzen deren 7—9 an einer Infloreszenzachse, ihre Oberlippe ist eiförmig verlängert und steht gerade in die Höhe, die untere Lippe ist dreilappig. Die Blasen, die sowohl die Blätter an den Ausläufern begleiten, sowie die, welche an den einzelnen Stockwerken der längeren Blätter in der Achsel der Schuppen entspringen, sind gleich gebaut. Meist tragen sie einen kurzen, an den Ausläufern etwas längeren Stiel. Im Längsschnitt (Fig. 39) sind die Blasen länglich eiförmig, gegen die Stielanheftungsstelle

sogar etwas spitz. Vorn am Eingang zur Klappe sind sie mit einem ziemlich großen Vorhof versehen und lange, dünne, etwas keulenförmige Haare bedecken sowohl diesen Vorhof von innen als auch die ganze Blase. Die Spitzen des Vorhofes nach oben tragen auf jeder Seite noch 3—4 lange, haarförmige, mehrzellige Antennen. Die Klappe liegt ziemlich weit zurück und bietet nichts besonders Interessantes. Solcher Vorhofblasen sind schon mehrere bekannt, alle diese Vorhöfe sind meist mit Schleimhaaren dicht besetzt und sollen wohl auch schützend gegen das Eindringen größerer Tiere wirken. Selbst der Purpureablase kann man einen wenn auch kleinen, unteren Vorhof nicht ganz absprechen. Größere Vorhöfe finden wir außerdem bei Pallens St. Hil., ferner bei Benjaminiana D. Oliv., bei obtusa, die geradezu ein Vordach hat, ganz abgesehen von der Caerulea, deren Vorbau fast größer ist als die ganze Blase.

Wenn nun auch die Herzogii mit der Neottioïdes viel gemeinsam hat, so darf man sie trotzdem nur als gegenseitig ähnlich bezeichnen, denn die jungen Blätter, dann die von zwei Blasen stets begleiteten Blätter der Ausläufer, der ganze Habitus, ja auch die Blüten sind doch so verschieden zwischen beiden Arten, daß man die Herzogii von der bereits bekannten, gleichen Standort bewohnenden Neottioïdes als wahre Art abtrennen muß. Ich lasse nun noch die Diagnose folgen:

Utricularia stolonibus saxis aut lapidibus capillis glutinosis adfixis, folium multisectum utrimque ampullam gerentibus; foliis capillaceis, divisis laciniis capillaceis, ampulliferis plerumque divisis axillaribus 7 cm longis, caule stricto 15 cm alto, 5—7 floro, squamis folia capillacea in axillis foventibus, et medio fere adfixis et ideo basi solutis, lobis calicinis inaequalibus, labio superiore ovato; inferiore ovato obtuso, floribus parvis pedunculatis fusco-viridibus, labio superiore ovato-rotundato, inferiore trilobo, 3 partito, capsula ovoïdea, placenta pedunculata rotundato-disciformi, uno latere semina gerenti.

Meine Beschreibung der ausländischen Arten möchte ich nicht schließen ohne nicht noch eine höchst interessante Art, von Goebel in Westaustralien gesammelt, eingehend zu behandeln. Es ist die niedlich kleine Utr. Menziesii. R. Br. (Fig. 42).

Im: R. Brown, Prodromus, Florae Nov. Hollandiae et insul. Van Diemen 1810, pag. 43 ist eine kurze Diagnose der interessanten kleinen Utricularia gegeben. Etwas vollständiger finden wir sie in De Candolle, Prodromus, Bd. VIII, pag. 15, 1844, sowie in „Flora australis“ von G. Bentham & Hooker, Vol. IV, 1869, in welch letzterem Florenwerk wir auch die Diagnose der Utr. Hookeri Lehm.

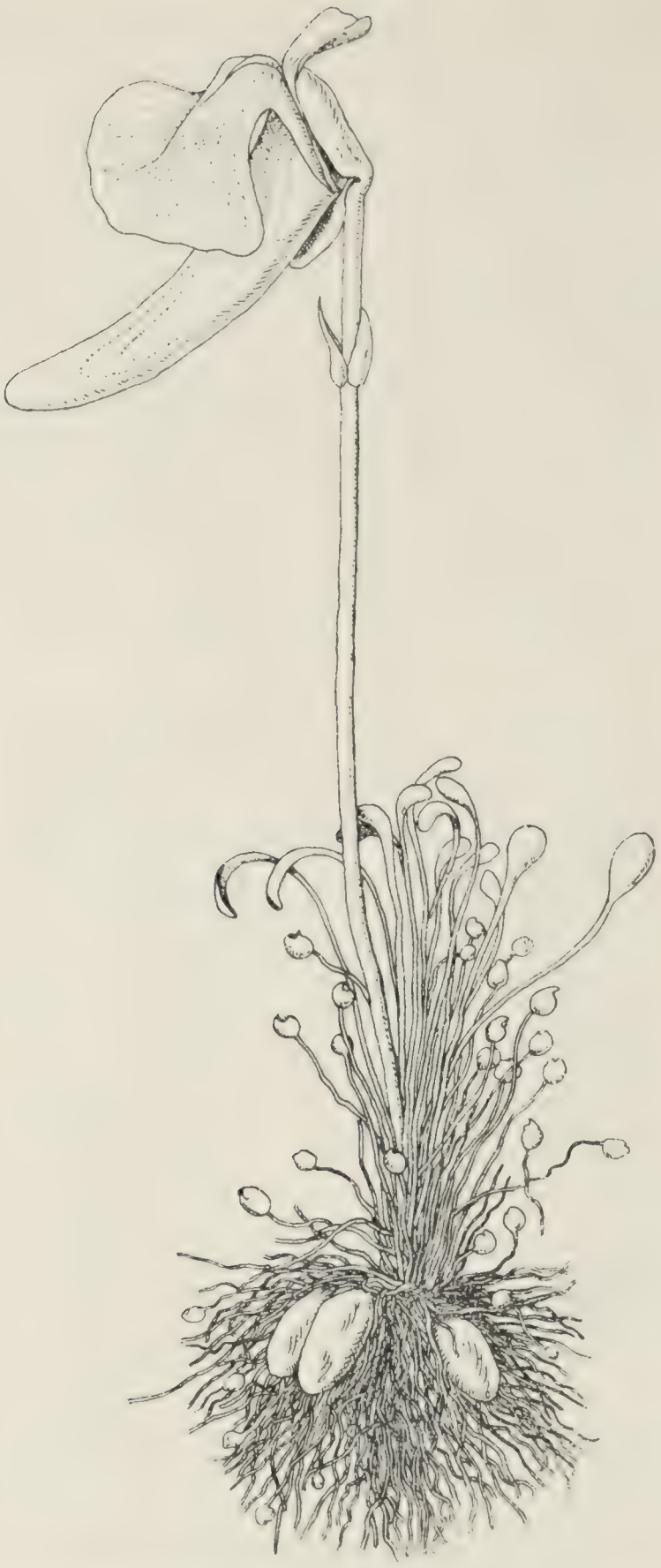


Fig. 42. Utr. Menziesii. (Nach einer von Prof. Goebel zur Verfügung gestellten Zeichnung.) Sie zeigt den typischen Bau einer primitiven Utricularia. Blätter (zu oberst), Blasen an langen Stielen befestigt (mitten), Rhizoiden (unten), darunter einige knollenartig zu Reservestoffbehältern angeschwollene Rhizoide; alle noch voneinander getrennt, darüber die große Blüte mit kleiner Oberlippe und großem Sporn und ziemlich großer Unterlippe.

sehen können, die mit unser Art sehr verwandt ist, fast so verwandt wie die Vulgaris der Neglecta, oder die oben beschriebene Herzogii mit Neottioïdes.

Wie Utr. Hookeri ist auch diese Art in ihren Organen noch nicht so weitgehend vermengt. Wir haben hier noch nicht blasentragende Blätter oder blättertragende und zugleich auch blasentragende Ausläufer. Bei dieser Art sind Blasen sowohl wie Blätter und Ausläufer noch getrennt angelegt, wie wir bei Hookeri [1]) ganz genau auch beobachten können. Die feinen fadenförmigen Ausläufer sind noch nicht verzweigt und enthalten nur ein Gefäß. Sie sind sehr zahlreich und stehen büschelig zusammen (ich zählte bei einem Exemplar 57), in sie gleichsam hineingemischt ist öfters eine kleine (ebenso lang als der Ausläufer) gestielte Knolle resp. eine zu einem solchen Gebilde angeschwollener Ausläufer, der auf dem Querschnitt sehr reduzierte Gefäßbündel enthält, außerdem in den Zellen sehr viel kleine, nicht zusammengesetzte Stärkekörnchen, die auf Zusatz von Jod rotblau wurden, also zum Teil in Zucker sich umgewandelt hatten. Von diesen Knollen

1) Vgl. Goebel, Organographie, pag. 445.

sind einige prall und wieder andere schlaff und mit vielen Runzeln versehen, wie wir die gleiche Erscheinung auch bei den Orchideenknollen sehen können. Wir haben also Reservestoffbehälter vor uns, von denen die einen schon verbraucht, die anderen eben neu mit Nahrstoff versehen sind. Im Gewirr von den zahlreichen Fadengebilden finden wir auch solche, die an ihrer Spitze ein dickes, keulen- und spatelförmiges Blatt tragen. Ein Querschnitt zeigt uns ein gleiches anatomisches Bild, wie der der Reservestoffbehälter. Die Blattstiele erreichen jedoch die doppelte Länge der Ausläufer, erheben sich über das Substrat und haben keine Spaltöffnungen, wohl aber die Blättchen.

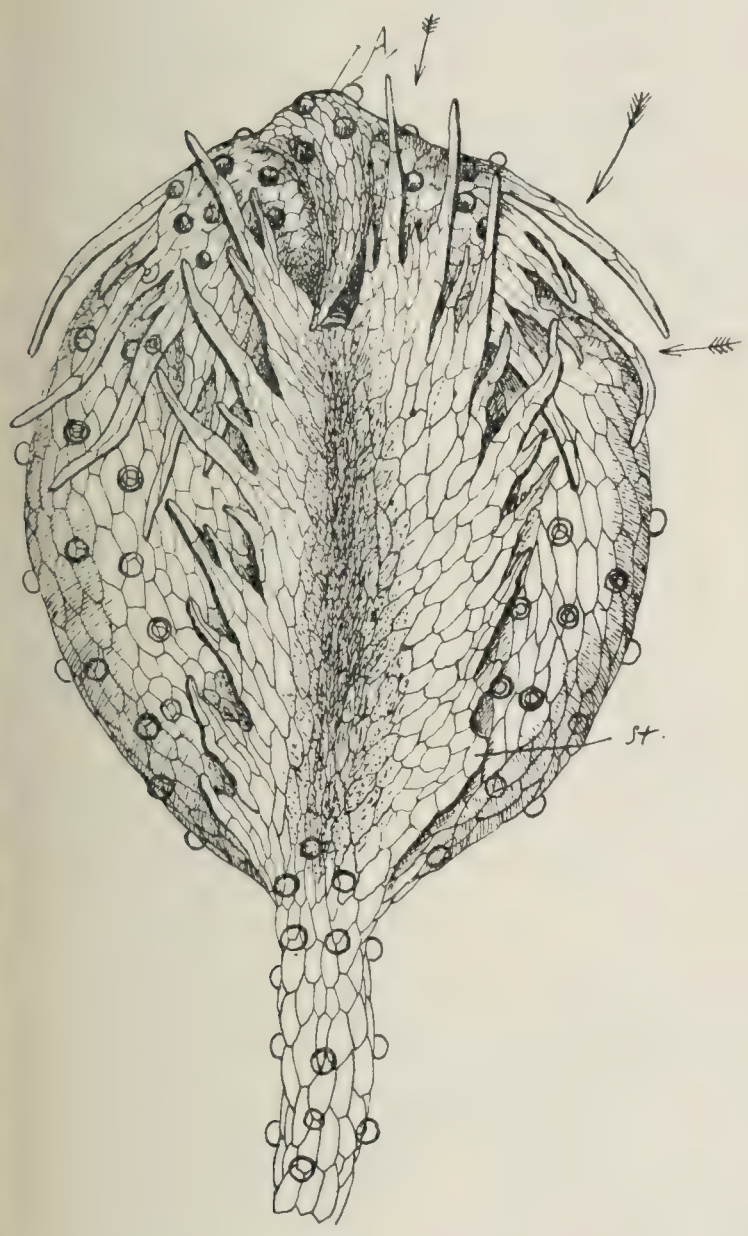


Fig. 43. Blase von Utr. Menziesii von unten gesehen. Die Pfeile zeigen die Zugangsmöglichkeiten für die Tiere. Ganz oben die Stieflügel *St*, dahinter oben herübergebogen die seitlichen Flügel, von oben herunter gekrümmt die einzige hakenartige Antenne *A*.

Fig. 44. Klappe von Utr. Menziesii. Die beiden Schleimhaargruppen *Schl* sind infolge der Länge der Klappe in zwei Hälften geteilt.

Wir finden dann noch weiter im Gewirr ein viertes Organ an solchen dünnen Fadengebilden, die Blasen (Fig. 43). Diese sind auch wieder sehr klein 0,3 mm im Durchmesser, aber höchst interessant aufgebaut. Sofort vermissen wir daran Antennen, dafür finden wir einige merkwürdige Anhängsel. Vom Blasenstiel aufwärts stoßen wir auf eine Art von Kanal oder Gasse, eine Rinne, gebildet von zwei breiten Lamellen, die Flügeln gleich etwas abstehen und in feine haarförmige

Zipfel ausgezogen sind und bis zur Klappe reichen. Von oben herab krümmt sich etwas über die Klappe herein, ein hakenartiges Organ, das mit seiner Spitze fast vor der Klappe endigt. Zwischen diese Zutaten zwängt sich noch ein zweites Flügelpaar, geradeso gebaut wie das erste nur breiter und oben an den Seiten der Blase angeheftet. Anstatt der Haarleiter als Zugänge zur Klappe haben wir hier also Flügel, die an ihrer Basis kleine Tiere unfehlbar auf die Klappe hinführen müssen. Die längliche Klappe bedeckt ein langgezogenes rinnenförmiges Widerlager. Die Klappe (Fig 44) ist länger als gewöhnlich und trägt fünf kleine und in $^2/_3$ der Klappenlänge 10 größere Biskuithaare. In zwei Gruppen sind diese Haare angeordnet, wohl infolge der Länge der Klappe. Nun bleibt uns noch die Blüte. Auch hier die große Ähnlichkeit mit Hookeri: die zierliche Hookeri und eine ebensolche Blüte; die kleine Menziesi und diesen mächtigen Sporn und darüber der große Lappen der Unterlippe. Denkt man sich dazu noch die „purple flower", so mag die zierliche Pflanze mit der riesigen Blüte (mit Sporen 15 mm auf einem Stiel von 35 mm) auf den Finder den Eindruck machen, wie etwa eine Buxbaumiasporogon inmitten kleinster Moose. Der Blütenschaft trägt nur eine aus drei Blättchen bestehende Schuppe, diese an ihrer Basis merkwürdige Schleimhaare (auch wieder diese gitterartig bedeckten großen Schleimhaare wie bei Polypompholyx und am mittleren Teil des Blütenstiels von Elephas). Die Epidermiszellen sind zum Teil mit Verdickungsleisten versehen (Fig. 45) und sogar etwas verholzt (Thallinsulfatreaktion), eine Erscheinung, die sich nicht weiter erklären läßt. Das ganze 0,5 mm messende Schüppchen durchzieht eine Tracheïdenreihe.

Fig. 45. Stück aus der Mitte einer Infloreszenzschuppe von Utr. Menziesii. Einige Epidermiszellen mit verdickter Wand waren verholzt. Die Schleimhaare weichen hier vom allgemeinen Bau etwas ab; sie zeigen eigentümliche Gitterstruktur.

Damit bin ich zur Urform der Utricularia, zur Landform und zwar noch dazu zu einer primitiv aufgebauten Landutricularia gekommen. Ich möchte meine Beschreibung der Exoten nicht schließen, ohne gleich an dieser Stelle Herrn Geheimrat Goebel für die gütige Überlassung des schönen und interessanten Materials bestens zu danken.

Der experimentelle Teil der Arbeit beschäftigte mich auch sehr oft mit der genauen Untersuchung der einzelnen Blasen und den von Ch. Darwin zuerst so genannten Antennen, und so wurde ich noch-

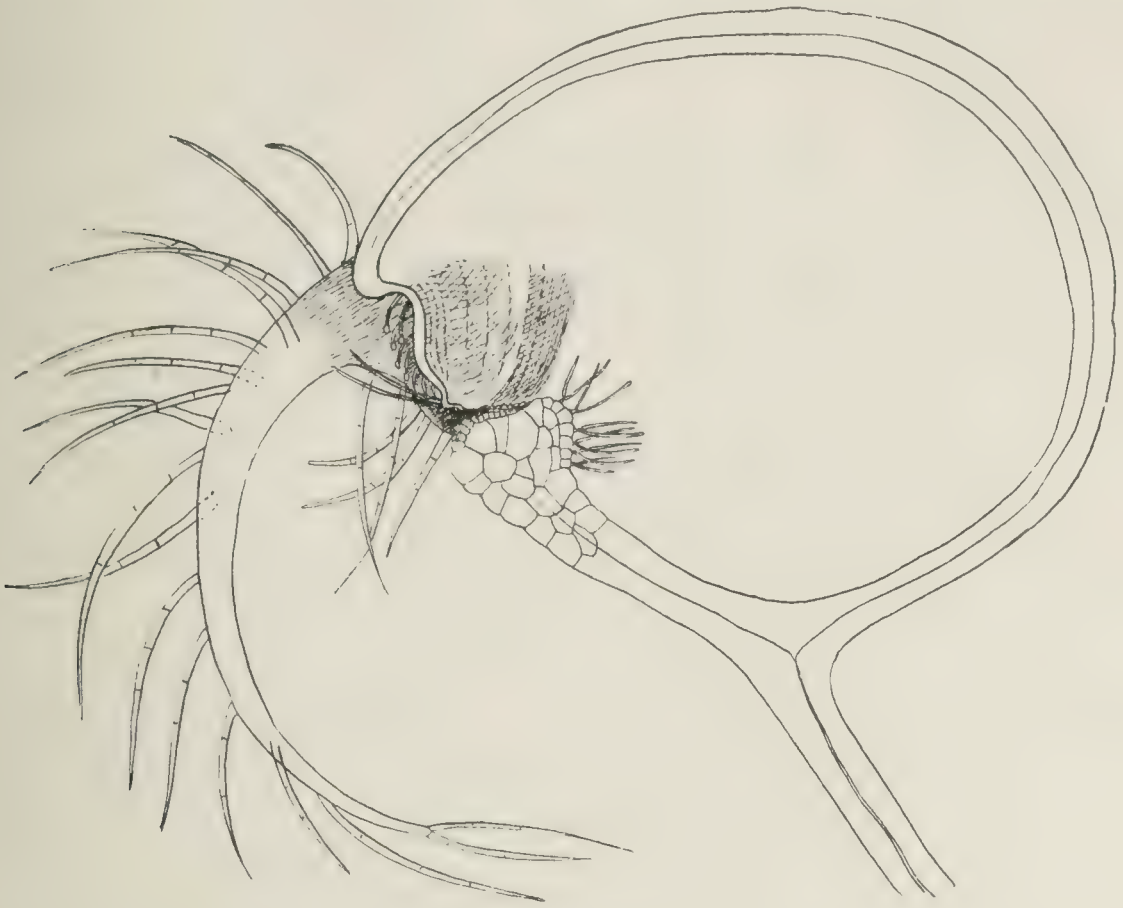


Fig. 46. Blasenlängsschnitt von Utr. ochroleuca. Der Bau ähnelt sehr dem der Intermedia, die Klappen-Borstenhaare sind noch kürzer als bei Intermedia; die Antennen ebenfalls rundlich im Querschnitt, doch mehr nach abwärts gebogen.

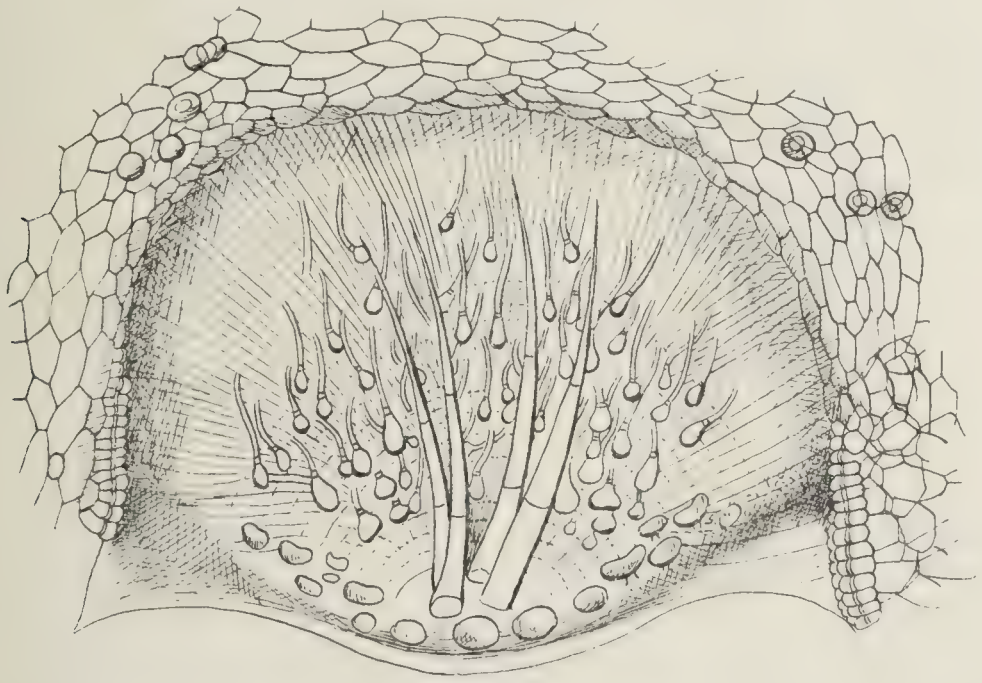


Fig. 47. Klappe von Utr. ochroleuca. Ähnlich der Klappe von Utr. intermedia, doch weit spärlicher behaart, wenig doppelte Schleimhaare.

mals auf die Frage zurückgeführt, die sich schon Meierhofer stellte bei seiner Untersuchung über die Vulgaris-Blase: lassen sich die Blasen unserer einheimischen Utricularien nicht nach besonderen Merk-

malen klassifizieren? Ich möchte es versuchen. Sehen wir uns eine Vulgaris- und eine Intermedia-Blase näher an: Der Bau im allgemeinen ist derselbe, doch die Antennen sind sehr verschieden, auch

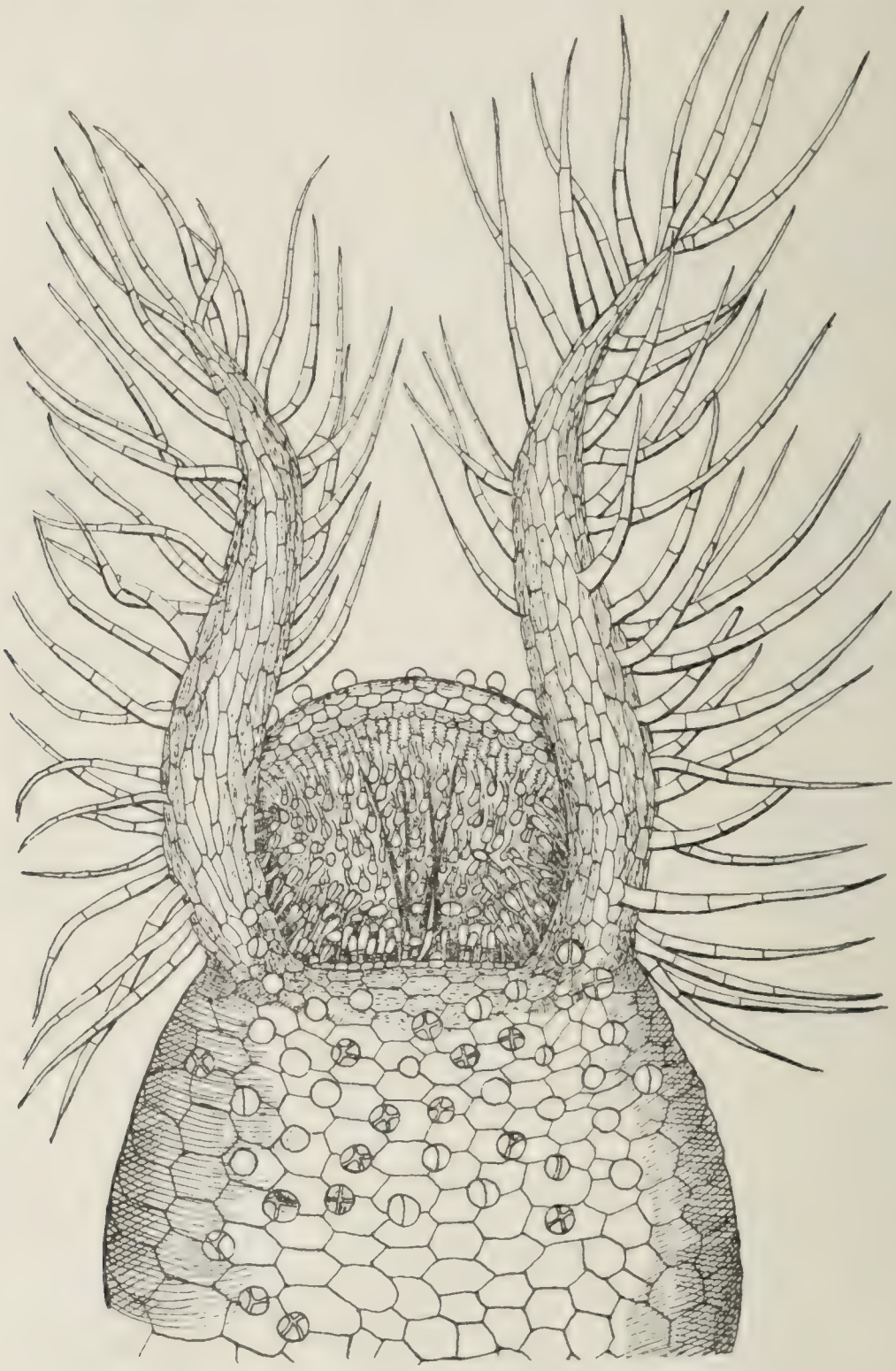


Fig. 48. Ein recht kräftiges Exemplar einer Blase von Utr. intermedia. Die vier Borstenhaare auf der Klappe sind kürzer als bei Vulgaris. Auch die Schleimhaarbildung auf der Klappe und in den Mundwinkeln ist bedeutend reichlicher; es machen sich auch sehr viele Doppelköpfchen bemerkbar. Die Antennen sind rund, im Querschnitt nicht flügelartig wie bei Vulgaris.

die Ausbildung der Mundwinkel weicht ab bei beiden. Die Antennen bei Vulgaris sind lang, gerade nach vorn gestreckt, haarförmig, an der Basis wenig breit und dünn, die Haare nach allen Seiten abstehend, die Mundwinkel flügelartig weit abstehend von der Blasenwand und an

ihrem Rande mit langen Borstenhaaren besetzt. Und die Intermedia? (Fig. 48). Bei ihr sind die Antennen rund, an der Basis sehr breit, vielzellig, die ganze Antenne ist dann hornartig geschwungen nach vorwärts geneigt, die langen Haare nur auf der Rückseite der Antenne angebracht, so daß sie bei der Beugung derselben nach vorn doch weit von der Klappe abstehen.

Diese großen und starken Antennen laufen in die Mundwinkel herab, dort einen breiten, im Durchschnitt rundlichen Wulst bildend, auf dem nicht gerade an der höchsten Stelle die langen Borstenhaare stehen. Also haben wir hier vor allem keine Flügelbildung. Im unteren Winkel von der Klappe und diesem Wulst finden wir auch bei Intermedia einen ganzen Büschel von Schleimhaaren der charakteristischen Form, die wir auf der Klappe von Vulgaris und Intermedia finden. Wie ists nun bei den anderen Arten? Minor ist gebaut wie Vulgaris, nur kleiner, und die Antennen sind stark nach vorn geneigt; die Ochroleuca fast genau wie Intermedia gebaut, entbehrt der im Winkel stehenden büschelig angeordneten Haare; die Bremii zeigt fast den Bau von Intermedia, doch ist sie für ihre Kleinheit noch robuster gebaut; und die Neglecta endlich lehnt sich sehr an die Vulgaris an, ihr Aufbau ist feiner. Doch kann man am feineren Bau, vor allem am Bau der Flügel unterhalb der Antennen, diese Art auch von den anderen an der Blase erkennen. Außerdem haben wir an dem verschiedenen Bau der Antennen, ihrer Richtung und Winkelstellung zu einander, der Balkenhaare im Innern der Blase einen weiteren guten Anhaltspunkt zur Unterscheidung der einzelnen Blasen, wie auch schon Meierhofer erwähnt.

Eine kleine Zusammenstellung mag die Auseinandersetzung noch besser darstellen.

Einheimische Arten.

A. Antennen fein, haarförmig, sehr dünn, Haare weit abstehend, Flügel an den Mundwinkeln.
   1. Blasen sehr groß, dunkelgrün, kräftig gebaut, mit langen Antennen und Haaren, großen Flügeln. Vulgaris.
   2. Blasen gelblichgrün und fein gebaut, mit langen Borsten und großen hellgrünen Flügeln. Neglecta.
   3. Blase klein an besonderen Sprossen, mit langen Antennen, nach abwärts vornüber gekrümmt. Minor.

B. Antennen kräftig, dick, rundlich, an der Basis breit, nach vorn geschwungen, Haare am Rücken tragend, und gegen die Mund-

winkel wulstig auslaufend (mit viel Doppelhaaren auf der Klappe und im Winkel büschelig angeordnet). Intermedia, Bremii, Ochroleuca.

1. Antennen kräftig, sehr dick, viel Doppelhaare auf der Klappe und starke Büschel derselben in den unteren Klappenwinkel. Intermedia.
2. Antennen stark, sehr stark nach vorn gebogen, wenig Doppeldrüsenhaare auf der Klappe, kaum in Büscheln in den Winkeln. Ochroleuca.
3. Antennen kräftig, Blase klein, Wulst sehr stark ausgebildet, fast keine Doppeldrüsen. Bremii.

Und die ausländischen Arten? Lassen sich diese wohl auch systematisch ordnen und bestimmen nur nach Blasenmerkmalen? Noch besser als die einheimischen. Folgende Tabelle mag es zeigen; allerdings muß noch reiches Material zusammengetragen werden von den verschiedenen Blasen, um einmal alle bekannten Spezies nur nach der Blase bestimmen zu können. Daß dies möglich ist, beweisen schon die verschiedenen, immer wieder andere Merkmale tragenden, bis jetzt bekannten und näher untersuchten Arten. Es ist diese Tabelle der erste Versuch dieser Art.

A. Blasen ohne weitere Abzeichen, nackte Blasen ohne Antennen Utr. Humboldtii, Utr. cornuta und die dabei gefundene Spec.: Quinqueradiata Spr.

B. Blasen mit Antennen

I. Antennen haarförmig, dünn fadenförmig oder stielförmig.

II. Antennen verbreitert, flügelartig oder lappenförmig.

C. Sonstige auffällige Anhängsel an der Klappe.

B. I. Antennen haarfömig usw.

1. Antennen gerade von der Blase abstehend. Herzogii, reniformis, australis, Pallens, Benjaminiana.
2. Antennen zwischen sich weitere Haare tragend. Emarginata.
3. Antennen gekrümmt, horn- oder hakenförmig. Montana, Flexuosa, Caerulea, Elachista, Bifida.
4. Antennen weit nach den Mundwinkeln gerückt. Obtusa.
5. 1 Antenne über der Mitte der Klappe. Rosea, palatina.

B. II. Anntennen breit, flügelartig oder lappenförmig.

1. Flügel dreieckig. Amethystina.

2. Flügel rund, oval, etwas nach vorn gebogen. Caerulea, Denticulata, Warburgii.
3. Flügel stark nach abwärts gekrümmt. Bifida, Orbiculata, Glückii.

C. Sonstige auffällige Anhängsel an der Blase:

1. Horn- oder rüsselartiger Stielfortsatz. Elephas.
2. Horn- oder schnabelförmige. Haken vor der Klappe. Hookeri.
3. Blasen mit Flügeln, zwei zur Klappe führend und zwei am Stiel. Menziesii.

Fallen bei dieser Tabelle mehrere Blasen auf eine Abteilung zusammen, dürfte es sehr leicht sein, die Arten dann durch weitere Merkmale zu bestimmen.

Zum Schluß möchte ich nur noch die Hauptergebnisse dieser Arbeit in folgende Sätze zusammenfassen:

1. Die einheimischen Utricularien sind wahre Insektivoren, sie vermögen mit ihrem Enzym bei alkalischer Reaktion und einer zur Abwehr von Mikroorganismen beigemengten Säure, der Benzoësäure, die durch die Blasen gefangenen Tiere zu ihrer Nahrung zu verwerten, indem sie dieselben langsam, aber anscheinend tiefwirkend verdauen.

2. Die Tiere werden mit besonderen Haaren am Widerlager und auf der Klappe, die Zucker und Schleim enthalten, angelockt; diese Haare dienen jedoch nicht zur Verdauung.

3. Die Blasen sind formenfest, nicht mehr plastisch, und nach ungefähr demselben Bauplan aufgebaut; ihre Klappe schließt mittels eines Schleimwulstes so fest, daß aus dem Innern nichts heraustreten kann.

4. Heliotropismus und Geotropismus wirken auf die Wachstumsrichtung ganz besonders ein.

5. Die Winterknospen der einheimischen Utricularien können zu jeder Zeit auch künstlich während der ganzen Vegetationsperiode hervorgerufen und öfters wiederholt werden.

6. Die Infloreszenzachse ist befähigt, bei geeigneter Kultur aus den Achseln der Schuppen vegetativ Seitensprossen entstehen zu lassen, dabei ist die Seitenblüte als Vegetationspunkt schon stehen geblieben und hat an ihrer Basis neue Vegetationspunkte gebildet, die dann auswachsen.

7. Wasser ist den einheimischen U. vulgaris und neglecta unbedingt jederzeit nötig zum Leben, während eine direkte Bespülung Minor,

Bremii. Ochroleuca und Intermedia längere Zeit entbehren können und dabei auch Spaltöffnungen bilden.

8. Die Landform U. montana hat ihre Plastizität vollständig eingebüßt.

9. Auch die neuuntersuchten Arten bewiesen die wunderbare Formverschiedenheit und Anpassungsfähigkeit, wie U. reniformis, Glückii, Elephas, Herzogii, Cornuta, Menziesii, Neottioïdes.

10. Die Blasen der in- und besonders der ausländischen Arten tragen an ihren Antennen und sonstigen Zutaten Merkmale, die sich allmählich zu einer Blasensystematik und zum Bestimmen der einzelnen Arten nach den Blasen verwerten lassen.

11. Bei U. neottioïdes wurde zwar bis jetzt noch keine Blase gefunden, doch dürfte junges Material von dieser Pflanze, nach der ihr nächst verwandten U. Herzogii zu schließen, doch auch Blasen an den Blättern zeigen.

Damit möchte ich meine Arbeit beschließen, nicht ohne meinem hochverehrten Chef, Herrn Geheimrat Goebel für die Überlassung des wertvollen und schönen Materials, sowie die gütige Unterstützung während meines Arbeitens bestens zu danken. Auch möchte ich nochmals herzlich danken Herrn Professor Glück in Heidelberg für gütige Übersendung des interessanten Materials einheimischer Utricularien, sowie Herrn Professor O. Löw für gütige Kontrolle bei einigen meiner chemischen Arbeiten.

Über die Morphologie der Grasblüte.

Von **Julius Schuster.**

(Mit Tafel II—V und 35 Abbildungen im Text.)

Trotzdem die Morphologie der Grasblüte im vorigen Jahrhundert eines der meist umstrittenen Probleme der speziellen Morphologie war, gehen die Ansichten der Morphologen wie der Systematiker in der Deutung der einzelnen Blütenteile der Gramineen auch jetzt noch weit auseinander. Selbst der so glücklich beschrittene Weg der Entwicklungsgeschichte führte manche Forscher zu irrigen Ansichten. Aus diesem Grunde war ein neuerliches Eingehen auf die morphologischen Verhältnisse der Grasblüte und Grasinfloreszenz auf entwicklungsgeschichtlicher Basis erwünscht und dementsprechend zerfällt die vorliegende Arbeit in einen entwicklungsgeschichtlichen speziellen, einen theoretischen allgemeinen und einen experimentellen Teil. Der erste Teil beschäftigt sich mit: 1. dem abweichenden Verhalten der nicht wie gewöhnlich lateral, sondern transversal stehenden Glumae von Hordeum, Elymus und Asprella sowie der Entwicklungsgeschichte der Infloreszenzen und Blüten dieser Gräser mit besonderer Berücksichtigung der Frage nach den Fruchtblättern; 2. Untersuchungen über das Terminalwerden der Blüten, namentlich über die pseudoterminalen und Übergänge zu terminalen; 3. entwicklungsgeschichtlichen und vergleichenden Untersuchungen über verschiedene Typen der Grasblüte. Der zweite Teil handelt von der Deutung der einzelnen Blütenteile und der phylogenetischen Entwicklung der Grasblüte, während im letzten Abschnitt Kulturversuche mit viviparen Gräsern besprochen werden.

Zur Untersuchung diente der Hauptsache nach nur frisches oder Alkoholmaterial, dessen Überlassung ich teilweise Herrn Geheimrat von Goebel verdanke. Hierfür sowie namentlich für die Einführung in das Gebiet der Morphologie spreche ich meinem verehrten Lehrer den ergebensten Dank aus, desgleichen Herrn Geheimrat Radlkofer, der mir, wo Herbarmaterial nicht zu umgehen war, dieses bereitwilligst zur Verfügung stellte.

I. Spezieller und entwicklungsgeschichtlicher Teil.

1. Hordeum.

Von der Gattung Hordeum wurden untersucht H. bulbosum, H. distichum, H. hexastichum und H. zeocrithon. Die folgenden Angaben

beziehen sich auf H. distichum: die übrigen Arten verhalten sich entsprechend.

Die erste Anlage des Ährchenkomplexes erfolgt als eine zur Infloreszenzachse (Fig. 1) senkrechte, stark in die Breite gestreckte, halbwulstartige Hervorragung (Fig. 2), an deren Basis rechts und links als bedeutend kleinere Seitenwülste bald simultan die Primordien der Seitenährchen entstehen (Fig. 3). Schon hier ist der von Schumann übersehene dorsiventrale Bau, der an den fertigen Infloreszenzen so deutlich in die Erscheinung tritt, wahrnehmbar. Nachdem sich die Gesamtanlage der Haupt- sowie der beiden Seitenährchen derartig differenziert hat, bleibt die Entwicklung der Seitenährchen erheblich zurück. Noch vor der vollständigen Trennung derselben erscheinen rechts und links an der Basis der Anlage des Hauptährchens zwei seitliche Lappen, die Glumae (Fig. 4). Gleichzeitig erscheint oberhalb der letzteren als ein zuerst schwacher Ringwall die Anlage der Palea inferior (Fig. 5). Ferner wird der Beginn der Anlage der Stamina (Fig. 5) dadurch eingeleitet, daß an dem Vegetationskegel des Hauptährchens das Wachstum weniger in der Mitte als in der Richtung der späteren Stamina erfolgt. Trennt man nun in einem derartigen Stadium das Primordium eines Drillings von der Hauptachse der Gesamtinfloreszenz ab, so sieht man unterhalb der Palea inferior eine einheitliche, nach vorn vereinigte, stark in die Breite gestreckte und beiderseits blattartige Abgliederung (Fig. 10), deren seitliche Hälften alsbald, nachdem auch in den Seitenährchen in analoger Weise die Anlage der Glumae und der Palea inferior erfolgt ist (Fig. 6, 17—19), wie Blätter weiter wachsen, während sich das Mittelstück häutig entwickelt und später dann in der Regel zerreißt (Fig. 11). Die sog. Hüllspelzen von Hordeum entstehen also als eine unter der rasch wachsenden Hauptanlage verdeckte einheitliche Abgliederung, eine Tatsache, die für die nachher zu erörternde morphologische Deutung der transversal stehenden Hüllspelzen von Hordeum nicht ohne Belang ist.

Nur wenig später nach der vollständigen Ausgliederung der Palea inferior erscheint die Palea superior (Fig. 5). Sie entsteht aus zwei simultan auftretenden Höckern, die im Laufe der weiteren Entwicklung gegeneinander wachsen und dann verschmelzen. Während die erwähnten Teilprimordien der Palea superior entstehen, tritt in der Mitte ein breites, annähernd kugeliges Gebilde auf, der Achsenhöcker, der das nicht zur Blütenbildung verbrauchte Stück der Ährchenachse darstellt (Fig. 7, 13). Die Entwicklung der Palea superior aus zwei Primordien erwähnt zwar auch Schumann, wenn er sich aber dabei auf seine

Figur 19, Tafel III bezieht, so kann ich der hier gegebenen Deutung der Organe nicht beistimmen; denn was hier als Palea superior bzw. als deren Teilprimordien bezeichnet wird, sind schon die Lodiculae, der Achsenhöcker *Ck* ist das hintere Staubblatt, der gebogene Teil zwischen den beiden vorderen Stamina die wirkliche Palea superior, Achsenhöcker und Fruchtknoten fehlen. Während des weiteren Wachstums der Palea superior verlängert sich auch der Achsenhöcker, den die beschreibende Botanik teilweise mit dem unpassenden Namen Basalborste bezeichnet, rasch und läßt über seinem Ende nur einen schmalen Raum für die verschmelzenden Primordien der Palea superior frei. Indem derjenige Teil des Vegetationskegels, der zum Fruchtknoten wird, im Wachstum zurückbleibt, entstehen als drei scharfe Protuberanzen die Stamina, von denen nicht selten die beiden vorderen in der Entwicklung vorauseilen. Nachdem die Konnektivbildung der Stamina begonnen hat, treten die Lodiculae rechts und links zu beiden Seiten des Konnektivs des hinteren Staubblattes ziemlich deutlich hervor und zwar als getrennte selbständige Anlagen, die auch späterhin getrennt bleiben (Fig. 8, 9, 12). Was die Anatomie der Lodiculae betrifft, so bestehen die Zellen des Innengewebes aus ziemlich isodiametrischen, nur wenig längeren als breiten Zellen; Leitbündel sind zahlreich, vorhanden, die in zwei Reihen stehen, aber sehr schwach ausgebildet sind: sie bestehen oft nur aus wenigen Kambiformzellen, enthalten aber bisweilen Spiralgefäße.

Die Blütenentwicklung schließt mit der Bildung des Fruchtknotens ab (Fig. 14). Dieser entsteht als ein schalenförmig die Fruchtknotenhöhle umfassender Wall (Textfig. 1), der auf dem Querschnitt gegen die Palea superior gekrümmt ist. Dieser Wall zeigt in den beiden nach vorn gekrümmten und später mit Leitbündeln versehenen Partien ein bedeutendes Wachstum, während der hintere Teil zurückbleibt. Zu einer eigentlichen Differenzierung der Samenanlage ist es in diesem Stadium noch nicht gekommen. Erst wenn die Stamina deutlich entwickelte Konnektive besitzen, wachsen die beiden mit den Leitbündeln versehenen Teile des Fruchtknotens über die mittlere Partie hinaus und es tritt mit der Bildung des ersten Integumentes auch eine deutlichere Differenzierung der Samenanlage ein, die jetzt als Wärzchen an der Verwachsungsstelle des nunmehr vollständig geschlossenen Fruchtknotens entspringt. Die beiden mit je einem Leitbündel versehenen

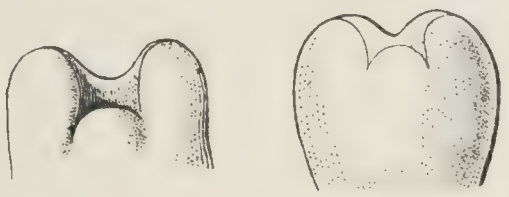


Fig. 1. Hordeum distichum. Anlage des Fruchtknotens, links von vorn, rechts von hinten.

Teile des Fruchtknotens, die überhaupt früher schon ein stärkeres Wachstum als die hintere Partie zeigten, wachsen jetzt sehr bedeutend und an ihrer Spitze treten die ersten papillösen Erhebungen der späteren Narbe auf; gleichzeitig sind in der Regel beide Integumente angelegt. Was die Leitbündel des Fruchtknotens (Textfig. 2) anlangt, so sind deren auch im fertigen Zustand nur zwei seitliche vorhanden, nicht aber noch ein zweites Paar nach der Peripherie des Fruchtknotens hin, wie dies Holzner angibt. Die beiden vorhandenen seitlichen Leitbündel ziehen an der Seite der Fruchtknotenhöhle abwärts gegen die Insertion der Samenanlage, wo sie sich vereinigen, und laufen oben rechts und links in die beiden Narben aus. Diese Leitbündel bestehen aus langgestreckten Zellen, die ziemlich lange Kambiform bleiben und erst später mehrere radial stehende runde Gefäße mit spiraliger Verdickung zeigen. Außer den beiden lateralen schwächer ausgebildeten Leitbündeln läuft im Fruchtknoten noch ein drittes stärkeres Leitbündel, das durch den Ansatzpunkt des Fruchtknotens eintritt, in der Verwachsungsstelle der Fruchtblätter aufwärts läuft und am oberen Ende der Samenanlage endigt: in diesem Leitbündel sind bei vorgeschrittener Entwicklung in der unteren Partie zahlreiche Gefäße mit Spiralverdickung sichtbar. Für die theoretische Erklärung des Fruchtknotens ist ein gelegentlich auftretendes rudimentäres dorsales Leitbündel von Interesse, das dem letztgenannten auf dem Fruchtknotenquerschnitt gegenüber liegt und sogar noch etwas schwächer entwickelt ist als die beiden lateralen Leitbündel.

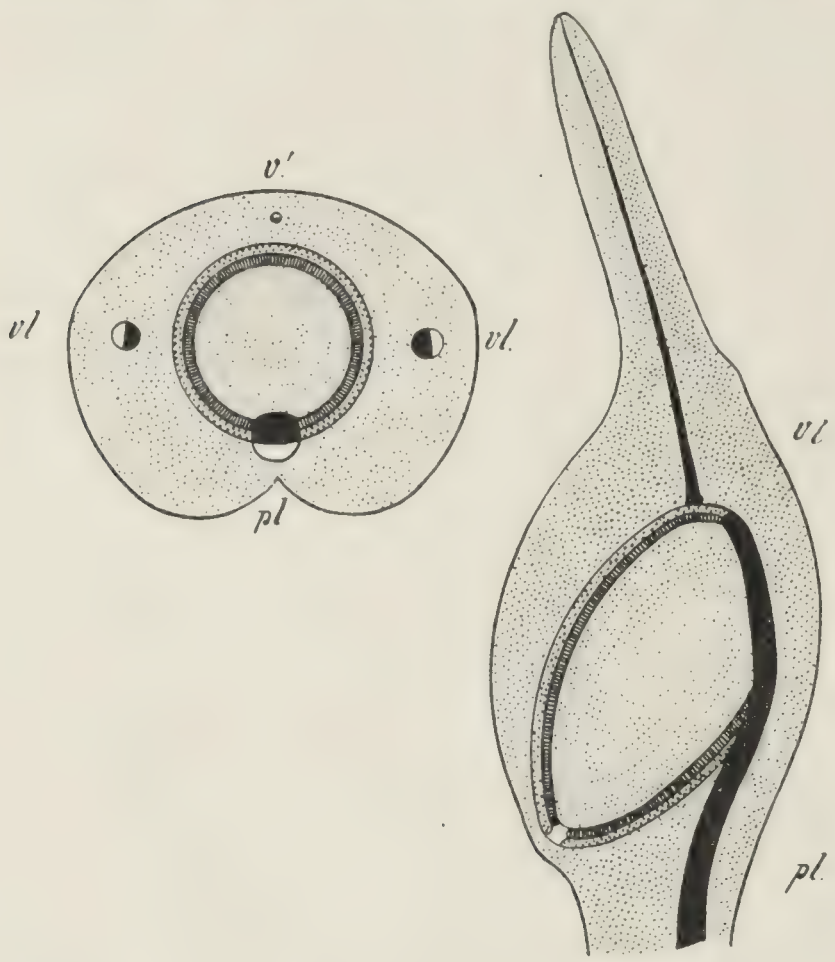


Fig. 2. Links Quer-, rechts Längsschnitt durch den Fruchtknoten von Hordeum distichum; *pl* = Placentarleitbündel, *vl* Leitbündel der beiden lateralen Fruchtblätter, *v'* rudimentäres Leitbündel des dorsalen Fruchtblattes.

Was das weitere Schicksal der Seitenährchen (Fig. 6, 17—19) betrifft, so hält ihre Entwicklung nach Anlage der Palea inferior ziemlich gleichen Schritt mit der Entwicklung der Staubblätter in dem Haupt-

ährchen. Im allgemeinen besitzen die Seitenährchen nur verkümmerte Blüten; gelegentlich treten aber an kräftiger entwickelten Pflanzen auch in den Seitenährchen als Geschlechtsorgane drei allerdings meist nur klein bleibende Staubblätter auf, nicht selten auch ein Fruchtknoten. In den Seitenährchen sind die einzelnen Teile stark verschoben; an

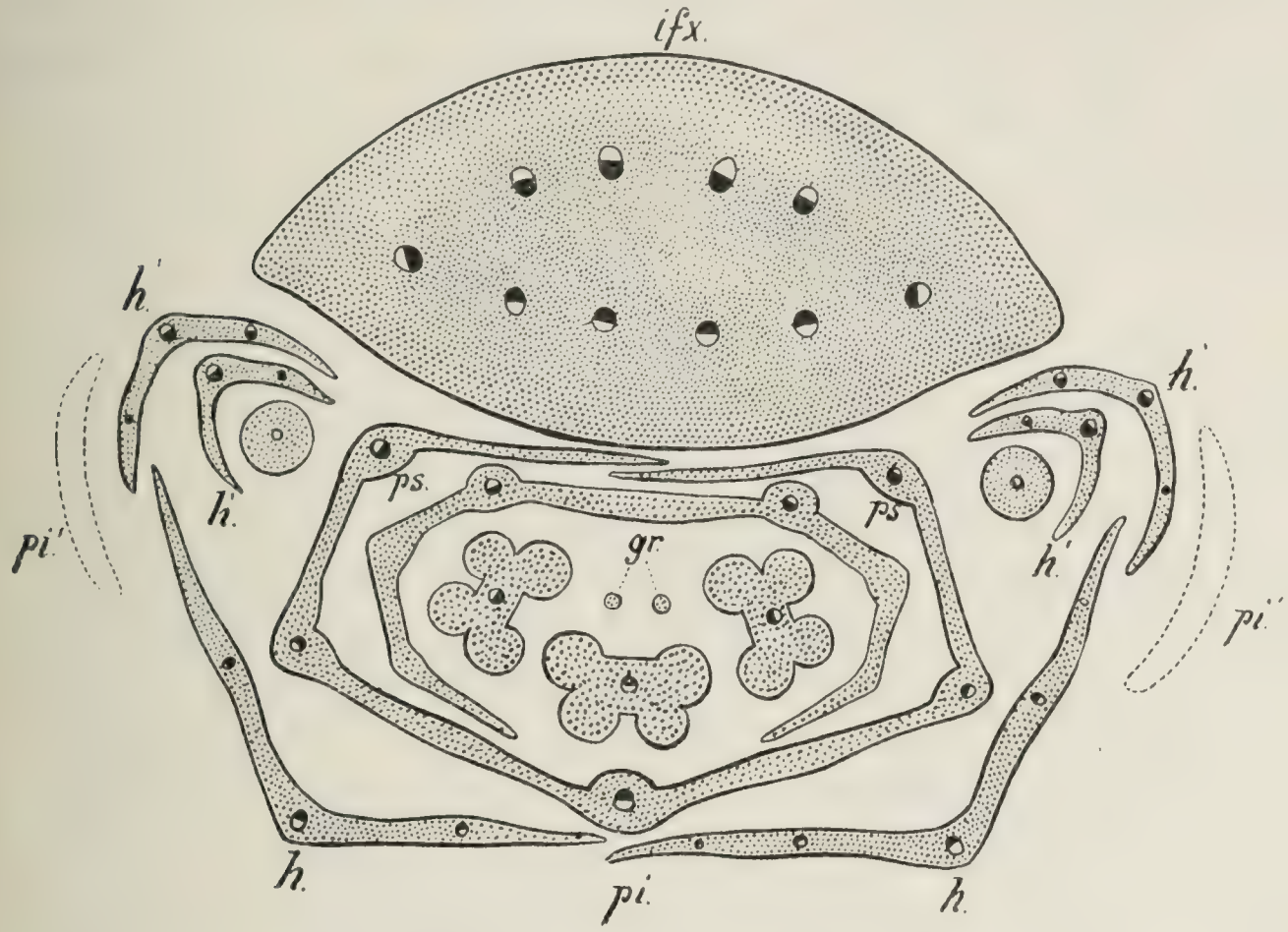


Fig. 3. Hordeum distichum, hoch geführter Schnitt durch die Infloreszenz; *ifx* = Infloreszenzachse, *h* = Hüllspelzen, *pi* = Palea inferior, *ps* = Palea superior, *gr* = Griffeläste, *h'* Hüllspelzen der verkümmerten Seitenährchen, *pi'* = Palea inferior des nächst unteren Ährchens.

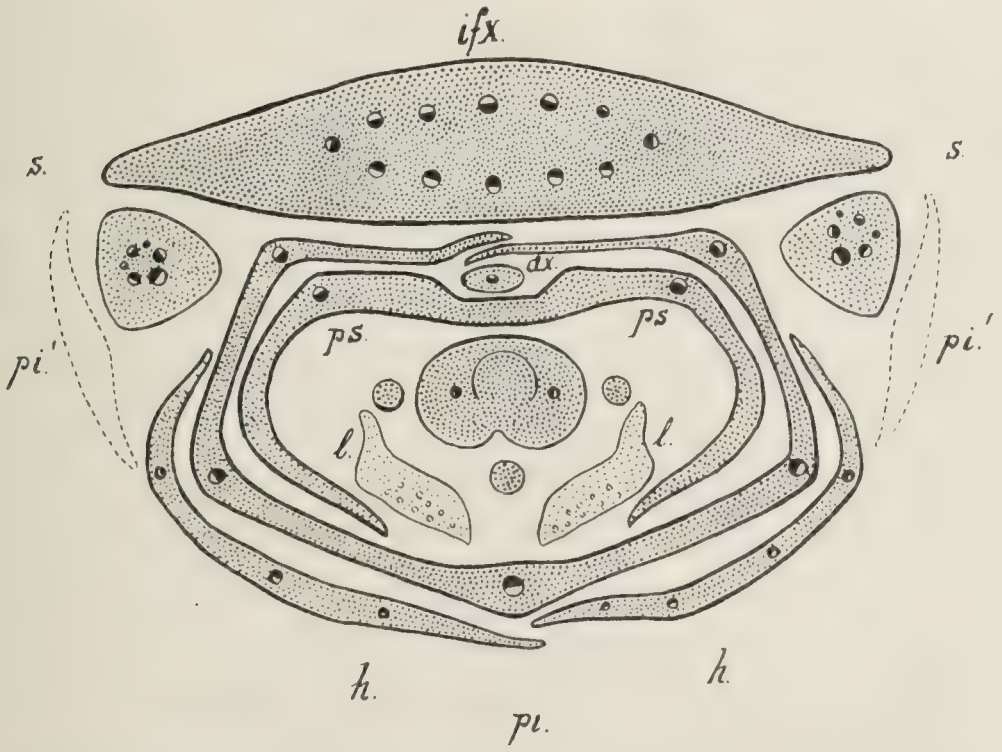


Fig. 4. Hordeum distichum, tiefer geführter Schnitt; *l* = Lodiculae, *s* = Seitenährchen, *ax* = Achsenhöcker.

Mikrotomschnitten (Textfig. 3 und 4) zeigt sich, daß eine durch die Seitenährchen gelegte Mittellinie die Mediane des Hauptährchens unter einem Winkel von 65—75° schneidet, nicht rechtwinkelig, wie Schumann angibt. An der Insertion der drei auf jedem Gelenk sitzenden Ährchen ist sehr oft eine rudimentäre Braktee in Form eines stärkeren oder schwächeren Wulstes erkennbar, gelegentlich auch an den Seitenährchen (Fig. 20), für die auch von Goebel (vergl. dessen Diagramm Tafel I, Fig. 5) eine rudimentäre Braktee angenommen, aber von Schumann bezweifelt worden war.

2. Elymus und Asprella.

Während bei Hordeum der Gipfel der Infloreszenz verkümmert (Fig. 15, 16), sind bei Elymus und Asprella, wie schon Döll hervorhob, Endährchen entwickelt.

Was die Entwicklung der Glumae anlangt, so fällt Elymus arenarius vollständig aus dem gewöhnlichen Hordeumtypus heraus. Wie auch die Entwicklungsgeschichte (Fig. 25—27) zeigt, stehen die Hüllspelzen in der Richtung der Deckspelzen; sie haben also hier die normale Stellung, etwa wie bei Triticum, konvergieren aber stark nach vorn und bilden dadurch eine gewisse Annäherung an Elymus und Asprella. Es ist daher Elymus arenarius sowohl von Elymus und Asprella als auch von Triticum verschieden und daher am besten als Vertreter einer besonderen Gattung zu betrachten, wie dies schon Hochstetter getan hat, als er für die Pflanze die Gattungsbezeichnung Leymus vorschlug. Im übrigen bietet die Entwicklungsgeschichte wenig Bemerkenswertes. Die Blüten sind pseudoterminal wie bei Hordeum, d. h. sie scheinen terminal zu entstehen, später jedoch erscheint das nicht zur Blütenbildung verbrauchte Stück der Ährchenachse als ein der Palea inferior gegenüberstehender Achsenhöcker. Zu erwähnen ist noch, daß sich an dem Endährchen in der Achsel der Glumae hier und da ein kleiner Höcker befindet (Fig. 25), der offenbar das Rudiment einer axillären Sprossung darstellt nnd ein Analogon zu dem von Goebel abgebildeten Terminalährchen von Glyceria spectabilis (Tafel IV, Fig. 66) bildet, wo in der Achsel der beiden Hüllspelzen je ein Höcker auftritt.

Dagegen schließen sich — von der Ausbildung eines Endährchens abgesehen — ganz an die bei Hordeum geschilderten Verhältnisse an Elymus europaeus und Asprella hystrix. Wie bei Hordeum entstehen ihre Hüllspelzen aus einem gemeinsamen Primordium an der stark dorsiventralen Infloreszenz. Bei Elymus europaeus sind auch an den entwickelten Ähren die Hüllspelzen der Ährchen stets durch ein häu-

tiges Mittelstück verwachsen (Textfig. 8), das an getrocknetem Material allerdings weniger gut zu beobachten ist. An den Endährchen dagegen haben die Glumae wieder die normale Stellung. Sie sind bei Elymus stets gleich stark entwickelt, bei Asprella dagegen ist an den fertigen Endährchen in der Regel nur eine und zwar die untere Gluma ausgebildet. Bei Asprella hystrix habe ich aber an kräftiger entwickelten Pflanzen die fehlende Gluma des Endährchens öfters entwickelt gefunden und die Entwicklungsgeschichte zeigt (Fig. 22—23), daß sie der Anlage nach stets vorhanden ist. Die Anlage der oberen Gluma bleibt aber auf einem sehr frühen Stadium zurück in Gestalt eines

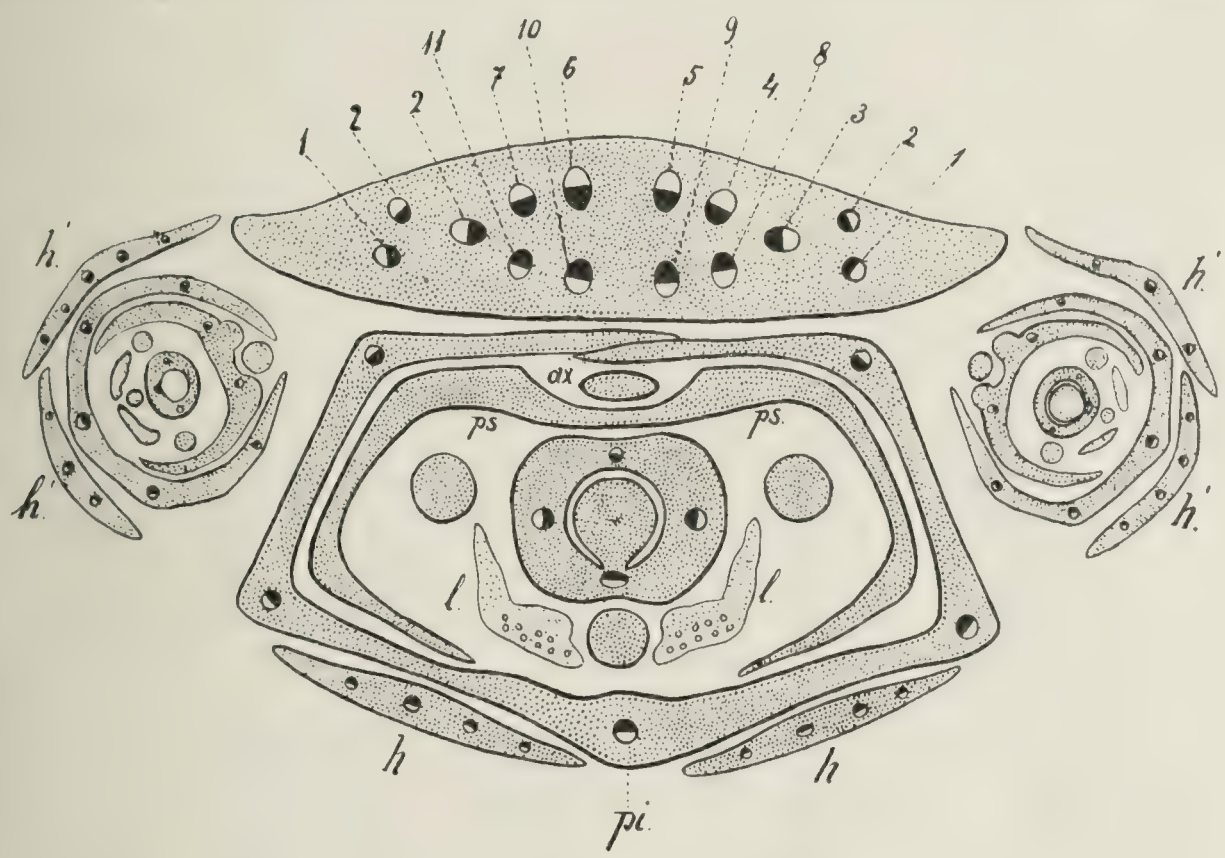


Fig. 5. Asprella hystrix. Mikrotomschnitt von einer stark entwickelten Pflanze mit verkümmerten Zwitterblüten in den Seitenährchen: *1* = Leitbündel des zweitoberen Seitenährchens, *2* = Leitbündel des nächstoberen Seitenährchens, *3—8* = Leitbündel des nächstoberen Hauptährchens, *8—11* = Leitbündel des zweitoberen Hauptährchens. Die übrigen Bezeichnungen wie gewöhnlich.

wulstförmigen Rudimentes, während sich die untere Gluma um so kräftiger entwickelt, ja, wie ich in einem Falle beobachten konnte, sogar in zwei Hälften gespalten war. Es ist daher auch auf Grund der Entwicklungsgeschichte Koernicke beizustimmen, wenn er Asprella mit Elymus vereinigt.

Die Entwicklung der Seitenährchen (Fig. 24) wechselt, an gut ernährten Pfanzen kommt es stets zur Ausbildung von verkümmerten Zwitterblüten. Die Blüten sind wieder pseudoterminal. Zu erwähnen ist noch, daß der Fruchtknoten auf dem Querschnitt gegenüber der Insertion der Samenanlage nicht selten ein drittes rudimentäres dorsales Leitbündel zeigt, wie ich es schon für Hordeum angegeben habe (Textfig. 5).

Morphologische Erklärung der Hüllspelzen von Hordeum und Elymus.

Die transversale Stellung der Hüllspelzen bei Hordeum und Elymus hat hauptsächlich zwei Erklärungsversuche gefunden. Nach der einen Deutung — Hochstetter 1848 und Koernicke 1882 — stellen die Hüllspelzen nur die in zwei Hälften zerfallene untere Gluma dar, die obere wird als abortiert gedacht. Der zweiten von Hochstetter 1847 begründeten und Ende 1848 wieder angenommenen Deutung, daß die Hüllspelzen von Hordeum abortierte Seitenährchen seien, schloß sich auf Grund näherer Untersuchungen 1907 Martin Schenck an und

Fig. 6. Hüllspelzen von Hordeum distichum mit den am Grunde getrennten Leitbündeln; links geförderte Spelzenhälfte eines Hauptährchens, rechts die weniger entwickelte Spelzenhälfte.

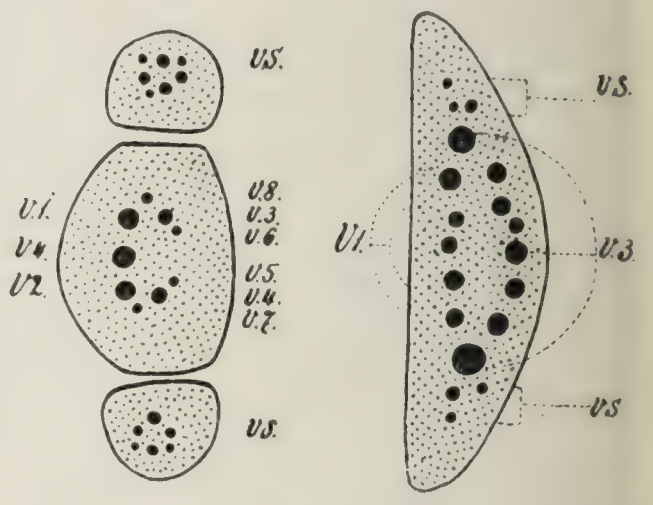


Fig. 7. Hordeum distichum. Gefäßbündelverlauf im Ährchenkomplex, tiefe Schnitte. *v 1—v 5* Spelzengefäßbündel der geförderten Glumahälfte; *v 6—v 7* Spelzenleitbündel der schwächeren Glumahälfte; *v 8* Leitbündel der Paleae; *vs* Leitbündel der Spelzen der Seitenährchen.

stellte die Theorie auf, daß die Hüllspelzen von Hordeum und Elymus basiläre gegenständige Seitenzweige der Ährenstiele sind, die aus einem unteren axilen Teil und einer ihm unvermittelt aufsitzenden rudimentären Deckspelze bestehen. Diese Theorie ist jedoch aus folgenden Gründen nicht haltbar: 1. Die Entwicklungsgeschichte zeigt, daß die Hüllspelzen von Hordeum und Elymus entstehen als eine einheitliche, nach vorn vereinigte, beiderseits blattartige Abgliederung (Fig. 10). 2. Die anatomische Untersuchung ergibt für Hordeum distichum, daß die geförderte Spelzenhälfte der Haupt- sowie der Seitenährchen von fünf Leitbündeln bogenförmig durchzogen wird, wobei sich hier und da ein

Ast dem Mittelnerv, ein anderer dem Randnerv anlegt; die weniger entwickelte Spelzenhälfte wird von zwei Hauptnerven durchzogen (Textfig. 6). Diese Leitbündel vereinigen sich jedoch nicht innerhalb des blattartigen Teiles der Hüllspelze, sondern ziehen samt den Mittelnerven der Paleae zur Achse des Hauptährchens herab und sind auf dessen Querschnitt erkennbar (Textfig. 7). Auch bei den Seitenährchen kommen die entsprechenden Spelzenleitbündel in die Achse derselben herab, verschmelzen aber teilweise schon innerhalb der Seitenährchenachse, ein Bündel jedoch (Mittelnerv der stärker geförderten Spelzenhälfte) erreicht in allen Fällen die Infloreszenzhauptachse (Textfig. 7). Nach Durchlaufen der kurzen Ährchenachse biegen sich die Stränge schief einwärts gegen die Hauptachse. Es treten zwischen ihnen horizontale Stränge auf, wodurch Knotenstruktur entsteht. Von den Leitbündeln einer Ährchengruppe laufen fünf, sieben, acht oder neun durch den Knoten hindurch in die nächste Infloreszenachse hinab und endigen hier. 3. Bei Pariana (siehe unter 16) sitzen die beiden transversalen Glumae der männlichen Ährchen einem auf beiden Seiten geflügelten Stiele an; würden diese Flügel dem axilen Teil der Leerspelze entsprechen, so müßten sich in demselben die drei Spelzenleitbündel vereinigen: diese ziehen aber wie bei Hordeum getrennt die Achse der Seitenährchen herab (Textfig. 25). 4. Zwischen den Hüllspelzen findet sich kein als metamorphosiertes Vorblatt aufzufassendes Füllgewebe, sondern lediglich ein trockenhäutiges Gewebe ohne Leitbündel, das mit den beiden Spelzenhälften zusammenhängt und das Mittelstück ihrer beiden Primordien darstellt (Fig. 11 und Textfig. 8 und 9). 5. Blättchen, aus deren Achseln die Hüllspelzen als Sprosse hervorgehen könnten, wurden, weder entwicklungsgeschichtlich noch an entwickeltem lebenden Material wahrgenommen. 6. Die äußere Gestalt der Hüllspelzen ist diejenige von Blättern und nicht von Sprossen. 7. Eine einzige breitere Hüllspelze findet sich auch bei den Seitenährchen von Hordeum distichum var. abyssinicum und anderen Hordeaceen. 8. Bei Oropetium Thomaeum bleibt die untere äußere Gluma ziemlich lange ungeteilt (Fig. 21), außerdem ist hier auch die obere innere Gluma entwickelt. 9. Letzteres ist auch stets am Endährchen von Elymus und entwicklungsgeschichtlich an dem von Asprella nachweisbar.

Diese Gründe dürften genügen, um zu beweisen, daß die Hüllspelzen von Hordeum, Elymus, Asprella, Oropetium und Pariana die Hälften der unteren Gluma sind, während die obere abortiert ist. Die Gründe für dieses Abortieren sind wohl darin zu suchen, daß bei den Ährchen dieser Gattungen durch die starke Ausbildung der Infloreszenz-

achse, an der sie sitzen, die Entwicklung der oberen Gluma gehemmt bzw. ganz unterdrückt (vgl. das Diagramm von Asprella) (Textfig. 5) und der hinlängliche Schutz der Ährchen durch die gespaltene und stark entwickelte untere Gluma erreicht wird; bei dem freistehenden Endährchen dagegen, wo diese Faktoren fehlen, kommen beide Glumae normal zur Entwicklung. Daß bei Asprella die eine Gluma des Endährchens, bzw. die eine Glumahälfte der Seitenährchen stärker entwickelt ist, ist wohl auf Ernährungskorrelationen, wie sie durch den stark dorsiventralen Bau bedingt sind, zurückzuführen.

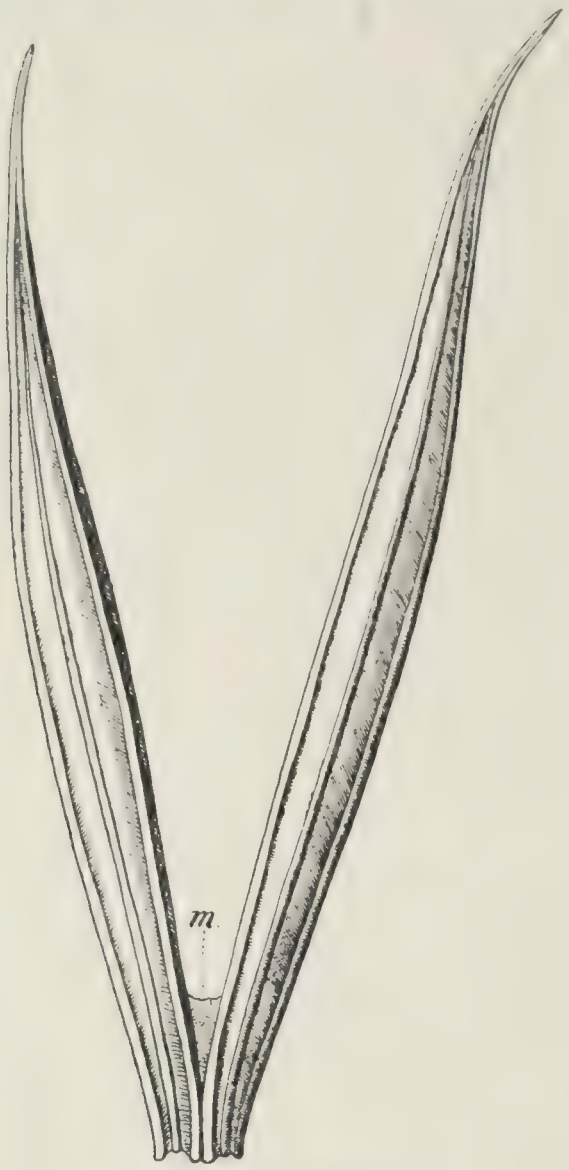


Fig. 8. Die sogen. Hüllspelzen von Elymus europaeus; *m* = häutig entwickeltes, parenchymatisches Mittelstück, Spelzenleitbündel getrennt.

An die pseudoterminalen Blüten der Hordeaceen seien einige andere Übergänge von seitlicher zu terminaler Blütenanlage angeschlossen und zwar zunächst ein Fall, bei dem das Achsenrudiment im Gegensatz zu den bisher angeführten Beispielen in der entwickelten Blüte nicht mehr vorhanden ist.

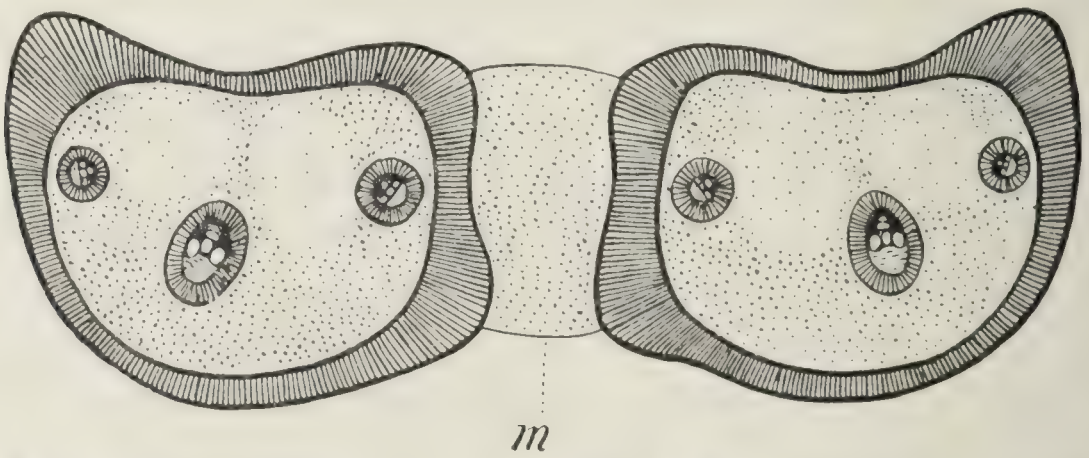


Fig. 9. Tief geführter Querschnitt der vorigen Figur; die drei Spelzengefäßbündel vollständig getrennt; *m* = parenchymatisches Mittelstück.

3. Phalaris canariensis.

Die Blüte ist hier gleich von Anfang an am Ende der Blütenachse inseriert. Trotzdem ist sie nach Goebel, der Phalaris arundinacea untersuchte, nicht wirklich endständig. „Es wird nämlich", sagt

Goebel, „zur Bildung der Blüte nicht die ganze Masse des Vegetationspunktes aufgebraucht, ein kleines, aber beim ersten Auftreten der Blütenachse nicht als gesondert erkennbares Stück des Vegetationspunktes bleibt übrig und ist dann später als Rudiment der Ährchenachsenspitze kenntlich.“ Ich habe darauf in zahlreichen Blüten, bei denen die Palea superior, die auch hier in zwei gegeneinander wachsenden Primordien auftritt, schon angelegt oder entwickelt, sowie Stamina und Fruchtknoten schon differenziert waren, nach dem Achsenrudiment gesucht, aber keines gefunden: es schien, als ob hier tatsächlich der ganze Vegetationspunkt zur Blütenbildung verbraucht würde. Die gewünschte Auskunft gaben einige jüngere Stadien, bei denen die Palea superior sehr frühzeitig aufgetreten, bzw. ihre Primordien verschmolzen waren, ohne daß der Vegetationskegel schon weitere Differenzierungen zeigte. Hier sah ich nun deutlich, daß zur Bildung der Palea superior nicht die ganze Breite des Vegetationspunktes verbraucht wird, sondern seitlich, der Palea inferior gegenüber ein kleines Stück des Vegetationspunktes gesondert bleibt (Fig. 54), das aber später nicht mehr als Rudiment sichtbar ist; es wächst dann offenbar nicht weiter und ist darum an späteren Entwicklungszuständen überhaupt nicht mehr kenntlich. An so jungen Stadien, wie Goebel eines auf Fig. 13, Tafel II abbildet, wo noch kein Primordium einer Palea superior zu erkennen ist, läßt sich eine Differenzierung am Vegetationspunkt auch anatomisch nicht nachweisen; man kann nicht sagen, was daraus wird. Damit haben wir in Phalaris einen weiteren Übergang zur terminalen Blütenstellung gefunden: nur einen kleinen Schritt weiter und die echte Terminalstellung wäre erreicht.

Ähnliches gilt auch für Ischaemum, von dem ich das nach meinem verehrten Lehrer benannte Ischaemum Goebelii aus Java, das im hiesigen Victoria regia-Haus kultiviert wird, untersuchen konnte und gleiches ließe sich von Coix, Andropogon und Milium anführen.

An Phalaris läßt sich das Verhalten der Paniceen anschließen. Ähnlich wie bei Phalaris wird bei den meisten Paniceen in der Achsel der Palea inferior ein scheinbares Achsenrudiment angelegt, das aber das Primordium einer unteren Blüte ist.

4. Setaria.

Bei dieser Paniceen-Gattung, von der ich S. italica und S. viridis untersuchte, ist namentlich die Frage nach dem Achsenende der oberen der beiden Blüten von Interesse. Dieses entsteht nach Goebel nahe der Achsenspitze, letztere bleibt jedoch auch später noch kenntlich,

wenngleich zur Seite gedrängt. Schumann widerspricht dieser Auffassung und sieht in dem von Goebel (Tafel I, Fig. 12) mit *Ax* bezeichneten Körper kein Achsenende, sondern das Primordium der zweiten Blüte, während der in Goebels Fig. 12 über diesem Höcker hervortretende Saum die Palea superior der ersten Blüte darstellen soll. Schumann folgert, daß nach seinen Erfahrungen ein wirkliches steriles Achsenende bei den Paniceen nicht vorhanden sei. Ich habe zur Klärung dieser Frage zahlreiches Material der genannten Setaria-Arten untersucht und gefunden, daß aus dem scheinbaren Achsenende der unteren Blüte (Fig. 34) eine verkümmerte männliche Blüte wird, die obere Blüte entwickelt sich scheinbar terminal, wobei der Fruchtknoten manchmal vorauseilt und allenfalls ein Achsenende vortäuschen könnte. Nun ist aber ein solches doch unleugbar vorhanden; ich habe nämlich unter den im Botanischen Garten kultivierten Setaria viridis-Pflanzen Exemplare gefunden, welche — die richtige Bestimmung kann ich verbürgen — tatsächlich in der oberen Blüte einen deutlichen Achsenhöcker hatten, der zu derselben Zeit sichtbar wird, wo die beiden Teilprimordien der Palea superior gegeneinander wachsen, um später zu einem einheitlichen Gebilde zu verschmelzen. Es ist dies ein interessanter Fall dafür, daß ein rudimentäres Organ nicht bloß innerhalb einer Gattung, sondern sogar innerhalb einer Art teils gänzlich verschwunden ist, teils noch auftritt. Aber auch in den Fällen, wo das Achsenende spurlos unterdrückt ist, weist das Unsymmetrischwerden des Vegetationskegels bei der Blütenentwicklung sowie die unsymmetrische Anlage der Blütenteile darauf hin, daß hier die Blütenanlage noch keine echt terminale ist, sondern wenigstens die latente Anlage eines Achsenendes vorhanden ist. Daß dieses Unsymmetrischwerden des Blütenvegetationspunktes weniger mit der überhaupt bei den Gräsern stark ausgesprochenen Dorsiventralität zusammenhängt, geht wohl daraus hervor, daß Setaria, wie Goebel nachwies, radiäre Infloreszenzen besitzt. Wie bei S. viridis fand ich teilweise einen zweifellosen Achsenhöcker auch bei S. italica. Wenn also Schumann auch in der Deutung der Goebelschen Figuren das Richtige traf, so entbehrt doch seine Angabe, daß die Paniceen überhaupt kein Achsenende besitzen, der allgemeinen Giltigkeit. Von weiteren Paniceen wurden hinsichtlich des Terminalendes der Blüten untersucht

5. Panicum, Paspalum, Pennisetum.

Bei Panicum sanguinale ist die eine Gluma bedeutend kürzer und wird von der anderen eingeschlossen. Meine Beobachtungen stimmen im übrigen mit denen von Payer über Panicum aduncum überein.

Was das zeitliche Erscheinen der Lodiculae (Fig. 40) betrifft, das Payer offen läßt, so treten diese hier auf, wenn die Teilprimordien der Palea superior verschmolzen und die beiden vorderen Stamina abgegliedert sind. Die Lodiculae treten hier im Vergleich mit Setaria und Pennisetum sehr frühe auf; dort kommt es erst zur Anlage der Lodiculae, wenn die Konnektivbildung der Staubblätter vor sich gegangen ist. Auch bei Panicum sind, wie Payer in ausgezeichneten Abbildungen darstellt, die Lodiculae bei ihrer Entstehung vollständig getrennt und verwachsen auch später nicht durch ein Mittelstück. Einen Achsenhöcker habe ich nie beobachtet, es zeigt sich aber bei der Entwicklung der Blüte ein Unsymmetrischwerden des Vegetationspunktes der Ährchenachse, was in Analogie mit Setaria auch hier die Anlage der Blüte als eine pseudoterminale erscheinen läßt.

Das gleiche gilt für die Gattung Paspalum, von der ich P. stoloniferum und P. distichum untersuchte (Fig. 37—39). Schumann glaubte hier zwar ein Achsenrudiment in der Gestalt eines breit dreiseitigen Höckerchens gefunden zu haben, allein was er als solches auf Tafel III, Fig. 30 abbildet, kann schon deshalb keines sein, weil es auf der Palea superior steht. Paspalum soll sich nach Schumann von Panicum dadurch unterscheiden, daß eine sterile Gluma fehlt; ich fand aber immer zwei Glumae, von denen die eine zwar etwas kleiner, aber immer noch größer, als bei Panicum ist und von der größeren Gluma eingeschlossen wird (Fig. 37). Die Palea superior entsteht wieder aus zwei gegeneinander wachsenden Stücken, das hintere Staubblatt eilt stark voraus; die Ährchen sind einblütig.

Mehr der Gattung Setaria nähert sich wieder Pennisetum, von dem ich P. verticillatum untersuchte. Auch bei dieser Art (Fig. 41), die durch ihre langen Borsten charakterisiert ist, ließ sich kein Achsenende nachweisen. Wie Goebel gezeigt hat, werden nur die Enden der Achsen II. Ordnung fertil, während sich aus ihren steril bleibenden Seitenzweigen die Borstenhülle bildet.

6. Zea mays.

Bei Zea erscheint, wie bei den Paniceen, nachdem die Palea inferior angelegt ist, in ihrer Achsel ein breit-halbkugeliger Körper, der wie ein Achsenende aussieht, jedoch, wie die weitere Entwicklung der Blüte bald zeigt, das Primordium der zweiten unteren Blüte darstellt (Fig. 28, 29). Da sonst beim Mais kein Achsenende nachweisbar ist, hat die erste Blüte scheinbar eine echt terminale Stellung. Aber der Umstand, daß, trotzdem auch hier die Infloreszenz radiär ist, der Vege-

tationskegel bei der Anlage der Blütenorgane mehr oder weniger stark unsymmetrisch wird, und die Analogie von Setaria weisen darauf hin, daß auch Zea mays keine echt terminalen Blüten besitzt. Was das weitere Schicksal des Primordiums der zweiten unteren Blüte anlangt, so wird aus ihr eine Blüte von ganz normaler Anlage, die nur etwas gedrückt wird durch die Entwicklung der über ihr stehenden ersten Blüte. Bemerkenswert ist das nach der Abgliederung der Palea inferior erfolgende Auftreten der Palea superior in zwei weit voneinander getrennten Primordien (Fig. 30—32), die gegeneinander wachsen, bis sie später, wenn die drei Stamina, der Fruchtknoten und die Lodiculae entwickelt sind, verschmelzen (Fig. 33). Die beiden vorderen Stamina erscheinen zuerst (Fig. 30), das dritte hintere Staubblatt verspätet (Fig. 31), erst nachdem schon die Lodiculae weit voneinander entfernt angelegt worden sind. Die Lodiculae nähern sich im Laufe des weiteren Wachstums, ja sie können sogar zusammenstoßen und bewirken dann eine Verschiebung des hinteren Staubblattes (Fig. 32), sind aber stets getrennt. Im fertigen Zustand sind sie gehöhlt (Fig. 33), muschelförmig und von mehreren schwachen Leitbündeln durchzogen.

Die Entwicklungsgeschichte von Zea wurde zwar schon von Wigand beschrieben, doch sind diesem bei seinen Untersuchungen der Maisblüte verschiedene Irrtümer unterlaufen. Was Wigand auf Tafel V Figur 22 als *p i* und *p s* bezeichnet, sind die beiden sterilen Glumae; der Höcker *b*, den Wigand für das hintere Glied eines zweiten Staminalkreises hielt, ist das Primordium der zweiten unteren Blüte, die mit *a* bezeichneten und gleichfalls als Staubblätter aufgefaßten Höcker das Primordium der Palea inferior und das vermeintliche Achsenende *t* ein Staubblatt. Einiger Korrekturen bedarf auch Wigand's Figur 24, Tafel V, wo der genannte Forscher in der Deutung der einzelnen Organe selbst nicht ganz sicher war. Es kann aber keinem Zweifel unterliegen, daß hier *p i* die Palea inferior, *x + y* die verschmelzenden Teilprimordien der Palea superior und *q* das Primordium der unteren männlichen Blüte ist, während das mit *Z* bezeichnete und von Wigand als hinteres Staubblatt eines zweiten Kreises aufgefaßte Organ, wenn es überhaupt vorhanden war, nur die dritte vordere Lodicula sein kann, die hier ausnahmsweise entwickelt wäre; die beiden hinteren Lodiculae sind nämlich auf Wigand's Figur durch den breiten Karpellrand des Fruchtknotens (*c p + t*) verdeckt.

Die Entwicklung des Pistills von Zea mays ist im einzelnen von Wigand verfolgt und richtig abgebildet worden (Tafel V, Fig. 25—34). Der Querschnitt durch den Fruchtknoten (Textfig. 10) zeigt zwei deut-

lich ausgebildete, nach der Verwachsungsstelle hin konvergierende laterale Leitbündel, gelegentlich wieder zwischen beiden ein drittes rudimentäres dorsales, das der Insertion der hier sehr großen Samenanlage gegenüber liegt. Äußerst zahlreiche in breitem Halbkreis stehende Gefäße mit spiraliger Verdickung sind an der Insertionsstelle der Samenanlage entwickelt. Die beiden lateralen Leitbündel setzen sich in den lang fadenförmigen, nur an der Spitze gegabelten Griffel fort, wie schon Wigand anführt.

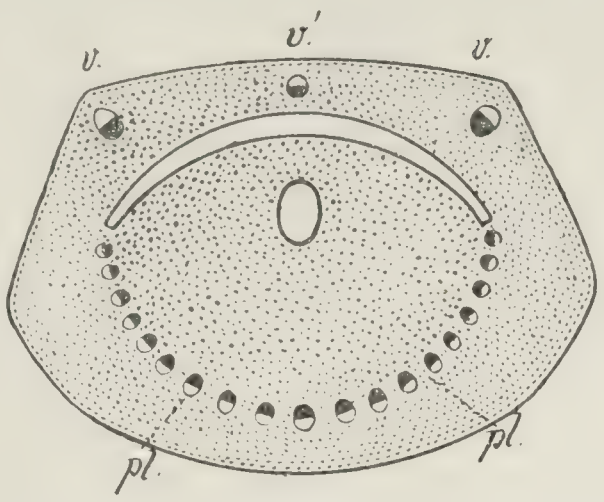


Fig. 10. Fruchtknotenquerschnitt von Zea mays; v = die beiden lateralen nach der Verwachsungsstelle des Fruchtknotens hin konvergierenden Leitbündel, v' = rudimentäres dorsales Leitbündel, pl = Placentarleitbündel im Halbkreis stehend.

7. Alopecurus.

An den walzenförmigen Blütenständen hat Schumann die von Goebel behauptete Dorsiventralität nicht wahrnehmen können. Nun ist allerdings hier die Dorsiventralität durch die dichte Stellung der Verzweigungssysteme ziemlich verdeckt, aber an den jüngeren Entwicklungsstadien, die ich an Alopecurus geniculatus untersuchte, ist die dorsiventral-zweizeilige Anlage nicht zu verkennen: es läßt sich deutlich eine geförderte Seite beobachten (Fig. 42, 43) und demnach ist auch Alopecurus nur scheinbar radiär Von der Blüte ist hervorzuheben, daß keine Palea superior gebildet wird. An der Vegetationsachse erscheinen in normaler Distichie die beiden Glumae und die Palea inferior, dann folgen die der letzteren abgewendeten beiden vorderen Stamina, die im Wachstum gegenüber dem später auftretenden hinteren Staubblatt stark gefördert sind. Von einem Achsenhöcker ist in keinem Stadium etwas zu sehen. Ich habe Vegetationskegel in verschiedenen Stadien bis auf das Zellnetz durchsichtig gemacht, um zu ermitteln, ob sich nicht etwa als letztes Rudiment des Achsenhöckers eine Gruppe inaktiver Zellen gegenüber der Palea inferior erhalten hat; trotzdem dies nicht der Fall ist, kann ich die Blüte nicht als eine echt terminale bezeichnen. Denn deutlich läßt sich bei der Entwicklung ein Unsymmetrischwerden des Vegetationspunktes der Ährchenachse beobachten, und daß die Blüte nicht echt terminal ist, zeigt auch die Tatsache, daß das Gewebe von Anfang an seitlich ist. Als letzten Rest einer ursprünglich vorhandenen Palea superior, die nach Ascherson zuweilen

nur schwierig als kurzes lodiculaartiges Häutchen erkennbar ist, ist ein Höcker zu deuten, der an den jungen Stadien über dem zur Palea inferior werdenden Primordium auftritt und der Lage nach kein Achsenhöcker sein kann (Textfig. 11). Dieser Höcker entsteht durch perikline Teilungen des Dermatogens; der Umstand, daß sich hier das Dermatogen anders verhält als in den normalen Fällen, zeigt, daß es sich hier offenbar um eine aufgegebene Palea superior handelt, einen verlassenen Posten, indem sich auch das Gewebe abweichend verhält.

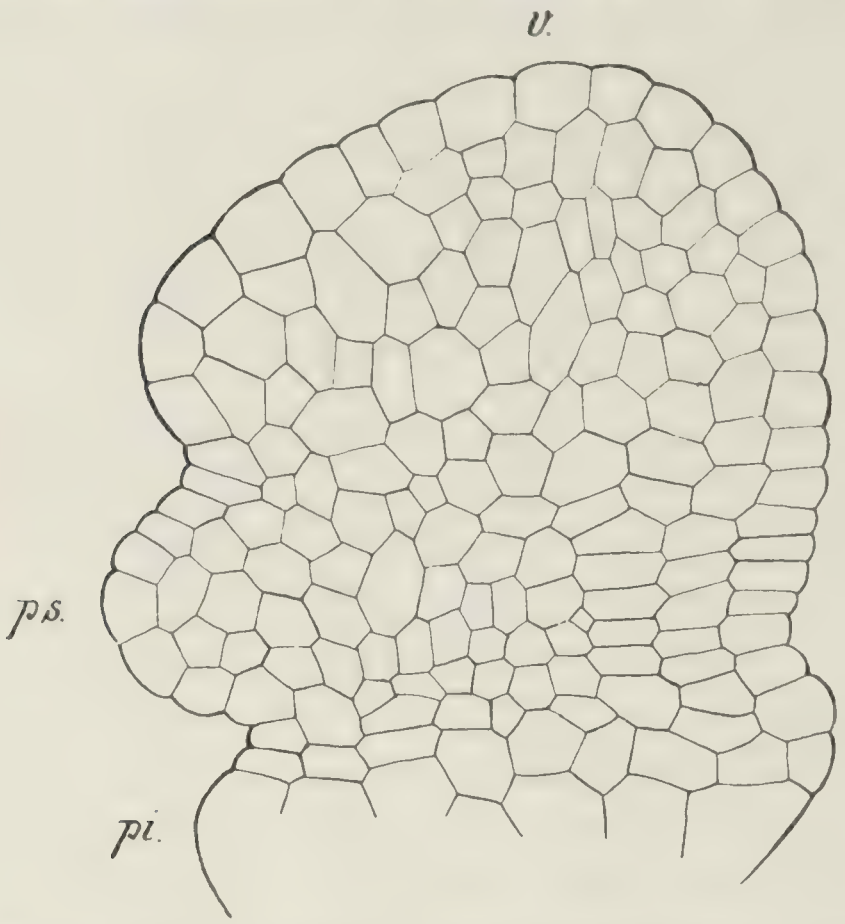


Fig. 11. Alopecurus geniculatus (die Glumae nicht gezeichnet). Unsymmetrischer Vegetationspunkt v; ps = Rudiment einer Palea superior, durch perikline Teilungen des Dermatogens entstehend.

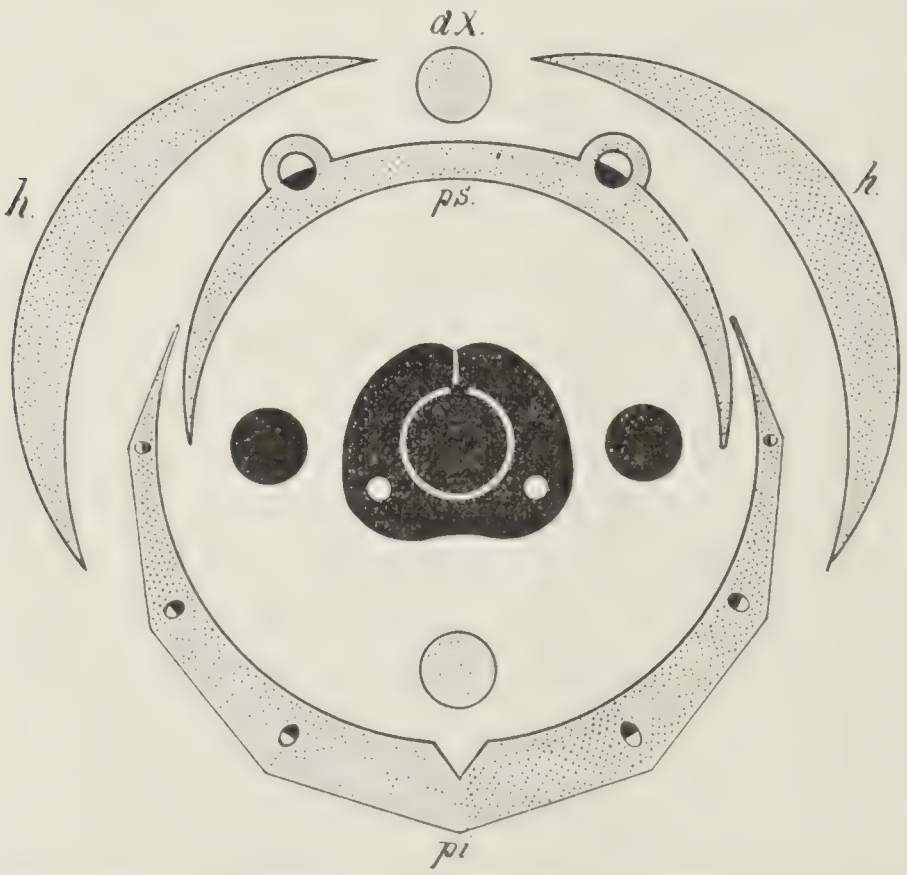


Fig. 12. Diagramm von Phippsia algida; h = Hüllspelzen; das dritte hintere (punktiert gezeichnete) Staubblatt abortiert zuweilen.

Es sind jetzt solche Blüten zu betrachten, die meist nur zwei Staubblätter haben und zwar

8. Phippsia und Coleanthus.

Die arktische Phippsia algida ist gegenüber dem nachher zu besprechenden Coleanthus charakterisiert durch das Vorkommen zweier mit den Paleae gekreuzter Glumae, die aber, wie die Untersuchung der Entwicklungsgeschichte lehrt (Fig. 51, 52), wieder nichts anderes dar-

stellen als die Hälften einer einzigen, gespaltenen Gluma, während die zweite offenbar abortiert ist. Die Entstehung der Palea superior erfolgt auch hier aus zwei Primordien und nach ihrer Verschmelzung habe ich deutlich unterhalb ein kleines Höckerchen wahrgenommen, das nichts anderes als ein Achsenrudiment sein kann. Es konnte aber nicht an allen Blüten beobachtet werden, so daß hier ein analoger Fall vorliegt wie bei Setaria, wo das Achsenrudiment gelegentlich auftritt oder ganz verschwindet. Die Stellung der Staubblätter ist bei Phippsia, wenn deren, wie gewöhnlich, nur zwei vorhanden sind, die, daß sie in der normalen Stellung zu den Narben stehen, nicht gekreuzt; die Narben haben transversale Stellung zur Palea inferior. Dies wäre eine auffallende Stellung der Stamina, würde nicht die Entwicklungsgeschichte dartun, daß nicht selten auch das dritte hintere Staubblatt auftritt, das dann, wie üblich, zur Palea inferior orientiert ist, so daß alle drei Stamina die normale Lage einnehmen (Textfig. 12). Es braucht kaum betont zu werden, daß die Blüte von Phippsia dementsprechend als eine pseudoterminale zu betrachten ist. Die Anlage der Infloreszenz ist dorsiventral-zweizeilig und mehr oder weniger gestaucht.

Von Phippsia ergibt sich die Ableitung des Coleanthus eigentlich von selbst. Coleanthus ist eine monotypische Gattung, deren systematische Stellung zweifelhaft ist. Eigentlich ist aber Coleanthus subtilis nichts anderes als eine Phippsia algida, bei der auch die eine gespaltene Gluma abortiert ist. Demnach sind die beiden Hüllblätter, die bei Coleanthus mit den Staubblättern gekreuzt stehen, nicht als Glumae, sondern als Paleae aufzufassen und zwar das obere, das aus zwei Teilprimordien entsteht und später ausgerandet-zweispaltig erscheint, als Palea superior, das untere mehr zugespitzte als Palea inferior. Stamina erscheinen bei Coleanthus allerdings normal nur zwei, aber diese stehen, wenigstens an den jüngeren Stadien, nicht mit den Narben gekreuzt, sondern normal und erst in der fertigen Blüte tritt eine leichte Verschiebung ein, die dann eine schief transversale Stellung der Staubblätter zu den Narben bedingt. Übrigens fand schon Schumann gelegentlich das dritte hintere Staubblatt, das wir auch bei Phippsia nachweisen konnten, entwickelt und zwar in der normalen Lage des trimeren Typus, so daß hier von einer Dimerie der Blüte nicht die Rede sein kann. Von einem Achsenhöcker habe ich zu keiner Zeit eine Spur gefunden; er ist hier wohl ebenso abortiert wie die Gluma der Phippsia, aus deren Typus offenbar Coleanthus durch Reduktion entstanden ist. Das Abortieren bei Coleanthus — es bildet sich zuweilen sogar nur ein einziges der vorderen Staubblätter aus — hängt wohl

damit zusammen, daß die Blüten hier noch kleiner sind, als bei Phippsia und der ganze Blütenstand vor der Anthese in eine Blattscheide eingeschlossen ist. Durch die Analogie mit Phippsia gewinnt die Vermutung Goebels erheblich an Wahrscheinlichkeit, daß Coleanthus Annäherungen an die Hordeaceen zeige, zu denen ich auf Grund der Entwicklungsgeschichte Coleanthus und Phippsia stellen möchte. In Analogie mit letzteren rechne ich auch Coleanthus zu den Gräsern mit pseudoterminalen Blüten.

9. Maillea crypsoides.

Maillea crypsoides ist ein einjähriges Zwerggras, das nur auf einigen griechischen Inseln wächst und hinsichtlich seiner Verwandtschaft von den Systematikern mit Phleum und Phalaris verglichen wurde. Der Entdecker dieser Graminee, der Konteradmiral Dumont D'Urville nannte sie Phalaris crypsoides und auf Grund der Entwicklungsgeschichte muß ich ihm hierin insofern beistimmen, als diese in der Tat auffallend an Phalaris erinnert (Fig. 57). Die Zahl der Glumae ist dieselbe wie bei Phalaris, d. h. durch Verkümmerung zweier Seitenblüten vier. In der Achsel des dritten und vierten Hüllblattes findet sich gelegentlich je ein Höcker, offenbar das Rudiment einer verkümmerten Blütenanlage. Die Entstehung der Palea superior erfolgt hier, nicht wie dies bisher der Fall war, aus zwei getrennten Teilprimordien, sondern diese sind vom Anfang an miteinander verwachsen. Dementsprechend ist auch die Palea superior bei Maillea später nicht zweikielig. Bemerkenswert ist die Stellung der Stamina: sind deren, wie gewöhnlich, zwei vorhanden, so kreuzen sie sich mit den Narben, wobei das der Palea inferior gegenüberstehende manchmal verkümmern kann, ohne daß deshalb das gegenüberliegende Staubblatt seine Stellung verändert (Textfig. 13). Von einem dritten Stamen ist zu keiner Zeit etwas auch nur in der Anlage sichtbar; der auf Fig. 57 wahrnehmbare runde Körper *l* ist der Form und Stellung nach

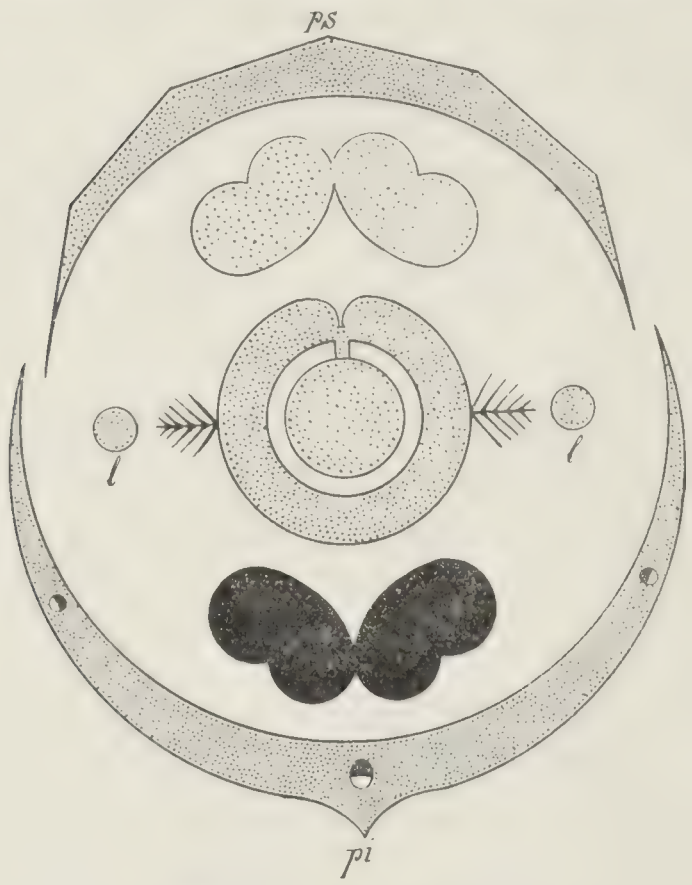


Fig. 13. Diagramm von Maillea crypsoides; *l* = Lodiculae, das eine (punktiert gezeichnete) Staubblatt abortiert zuweilen.

eine Lodicula, die ihr gegenüberliegende hintere Lodicula ist abortiert. Da auch niemals ein Achsenrudiment sichtbar ist, so liegt eine echte dimere Terminalblüte vor, die sich von Anthoxanthum, dem ich Maillea auch systematisch anschließen möchte, nur dadurch unterscheidet, daß Palea inferior und superior nicht auf der gleichen Achse, sondern normal stehen.

10. Anthoxanthum odoratum.

Bei Anthoxanthum finden sich alle Eigenschaften einer dimeren Terminalblüte. Die beiden mit den Narben schräg gekreuzten Stamina erscheinen stets simultan an dem vollständig symmetrischen Vegetationskegel. Die Lodiculae, von denen schon bei Maillea nur eine in der Anlage nachweisbar ist, sind hier spurlos unterdrückt. Die Palea superior entsteht, wie bei Maillea aus einem einzigen Primordium und ist dementsprechend gleichfalls später nicht zweikielig. Diese Analogie mit Maillea läßt keinen Zweifel darüber bestehen, daß das oberste Hüllblatt von Anthoxanthum tatsächlich als Palea superior aufzufassen ist, wenn hier auch die Palea inferior auf der gleichen Achse inseriert ist. Es handelt sich hier offenbar nur um eine weitere durch die echt terminale Stellung bedingte Verschiebung; denn wo ein Achsenrudiment entwickelt ist, können die beiden Paleae natürlich nicht auf derselben Achse stehen. Im Einzelnen ist die Entwicklung der terminalen Blüten von Goebel eingehend untersucht und von Schumann bestätigt worden, so daß es genügt, auf die Figuren, die diese Forscher gegeben haben, hinzuweisen (Goebel, Tafel III und IV Fig. 55—56; Schumann, Tafel IV Fig. 6—8).

An Anthoxanthum wurde von jeher von den Systematikern und Morphologen angeschlossen die Gattung

11. Hierochloa.

Hierochloa unterscheidet sich von Anthoxanthum bekanntlich dadurch, daß die beiden oberen Hüllblätter in ihren Achseln eine männliche Blüte tragen, während die Endblüte dimer und terminal sein soll. Goebel konnte bei spärlichem Material von Hierochloa borealis kein steriles Achsenende auffinden und sah infolgedessen kein Hindernis, die Endblüte von Hierochloa der von Anthoxanthum gleichwertig anzusehen. Auch Schumann fand in der Gipfelblüte von Hierochloa kein Achsenende. Es würde sich also bei Hierochloa die scheinbare Anomalie vorfinden, daß Seiten- und Gipfelblüten nach zwei verschiedenen Typen gebaut sind. Demgegenüber stehen die bestimmten

Angaben von Doell 1870 – er hatte 1868 die Blüten von Hierochloa gleichfalls für terminal erklärt — und von Eichler. Doell sagt l. c. pag. 60, er habe bei Hierochloa australis an der Basis des Rückens des fünften Hüllblattes ein deutliches Höckerchen beobachtet und bei einem zweiten Ährchen habe sich das Höckerchen zu einem kurzen Stielchen ausgebildet. Auch Eichler beobachtete das sterile Achsenende und schloß daraus, daß die für terminal gehaltene Zwitterblüte von Hierochloa nichts als die oberste Seitenblüte ist. Mir selbst stand zu entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen Hierochloa australis zu Gebote. Die Infloreszenzen des schon im März blühenden Grases sind samt den Blüten bereits im November angelegt. Die Entwicklungsgeschichte zeigt nun hier äußerst labile Verhältnisse, die bei geringem Material leicht zu Täuschungen führen könnten. Was zunächst die Seitenblüten anlangt, so zeigen diese den normalen Gramineen-Typus: sie haben drei Staubblätter, von denen gelegentlich eines der beiden vorderen verkümmert, wie auch sonst getrennt entstehende Lodiculae, die in der Regel etwas größer sind als in der Endblüte und sehr frühzeitig auftreten, ferner ein Achsenende in der normalen Stellung. Die größte Mannigfaltigkeit zeigen aber die Endblüten. Bei allen wurde ein Achsenende unzweifelhaft beobachtet, und zwar in den verschiedensten Abstufungen (Fig. 45 – 50): bald ist es nur ein kleines Höckerchen, bald eine kurze Achse wie bei Hordeum, bald lang stiftförmig, dabei bald höher hinaufgerückt, bald horizontal hinausgestreckt, ja es entwickelt sich an ihm nicht selten eine rudimentäre Blüte. Bemerkenswert ist ferner, daß auch trimere Endblüten vorkommen. Die Ausnahme, daß der Achsenhöcker bei Hierochloa gelegentlich ganz verschwindet, hat bei einem derartigen rudimentären Organ durchaus nichts Unwahrscheinliches, aber man wird Hierochloa aus der an und für sich so geringen Zahl der echten Terminalblüten streichen müssen.

Dimerie, Kontakt und Pseudoterminalität.

Der Fall von Hierochloa ist deshalb interessant, weil er durch die Analogie mit Anthoxanthum zeigt, daß die dimeren Terminalblüten als ursprünglich axilläre zu betrachten sind, bei denen der zweite Staminalkreis vollständig ablastiert ist. Die Dimerie entsteht durch Abort eines der vorderen Blätter des ersten Staminalkreises, wobei dann eine leichte Verschiebung eintritt, so daß die Stamina eine schräg transversale Stellung zu den Narben einnehmen. Ich kann daher Čelakovsky nicht beistimmen, wenn er auf Grund des von ihm aufgestellten freilich nicht allgemein gültigen Reduktionsgesetzes der Blüten bei der Ent-

stehung der Dimerie vollständigen Ablast des ersten Staminalkreises und Abort des vorderen Gliedes des zweiten Staminalkreises annimmt; das Verhalten von Hierochloa, wo an den dimeren Blüten gelegentlich das dritte hintere Staubblatt wieder auftritt, beweist das Gegenteil. Auch eine Ableitung des dimeren vom trameren Typus, etwa nach der Analogie von Majanthemum, wäre untunlich, denn die trameren Grasblüten sind von den hexameren Urtypus offenbar durch Ablast der beiden vorderen Staubblätter des ersten Staminalkreises entstanden. Wollte man die dimeren Blüten unmitelbar von den trameren ableiten, so käme man zu der ebenso künstlichen als uneinheitlichen Auffassung, daß von den beiden dimeren Stamina das eine dem ersten und das andere dem zweiten Staminalkreis angehört. Von der terminalen Dimerie sind natürlich zu unterscheiden die pseudoterminalen diandrischen Blüten von Phippsia und Coleanthus, die durch Abort des vorderen Staubblattes des ersten Staminalkreises zustande kommen und durch weitere Reduktion auch monomer werden können.

Schumann erklärte die terminale Dimerie als Wirkung mangelnden Druckes des Kontaktkörpers. Dieser Forscher vertrat nämlich unter dem Einfluß der mechanischen Blattstellungstheorie die Anschauung des Kontaktes, der nach seiner Meinung allein die Änderungen der Blüten erklären könne. Er erklärte daher die lateralen Blüten mechanisch bedingt durch Dorsalkontakt, die terminalen durch mangelnden Kontakt. Als Organ zur Hervorrufung dieses Kontaktes deutete Schumann das Achsenrudiment und nannte es dementsprechend Kontaktkörper. Diesen Kontakt denkt sich Schumann als einen dorsal auf die Mitte der Palea superior wirkenden und sieht darin die Ursachen aller jener Bedingungen, welche die Entstehung einer normalen Grasblüte mit drei Staubblättern zuwege bringen. Auch wo die Sichtbarkeit des Kontaktkörpers für die sinnliche Wahrnehmung ganz verschwunden ist, denkt sich Schumann die Einwirkung der Stelle, wo er erscheinen sollte, durch das Vorhandensein einer inaktiven Zellzone vor sich gehen, welche sich gegenüber der lebhaften Zellvermehrung in der Nachbarschaft erheblich bemerkbar machen muß. Als weitere Folgerung seiner Kontakttheorie zieht Schumann den Schluß, daß die Palea superior durch Dorsalkontakt des Achsenrudimentes um so tiefer eingeschnitten, als letzteres stark entwickelt sei. Diese Kontakttheorie ist indes aus folgenden Gründen nicht genügend gestützt: 1. Trotzdem bei Coleanthus weder ein Achsenhöcker, noch eine besondere nicht zur Blütenbildung verbrauchte Zellzone entwicklungsgeschichtlich nachweisbar ist, hat die Palea superior doch eine zweispaltige Ausgestaltung;

2. die Endblüte von Hierochloa ist bald trimer, bald dimer, teils mit einem stiftartigen Achsenhöcker versehen, teils nur mit einem äußerst kleinen Rudiment desselben — trotzdem ist die Palea superior stets ungeteilt; 3. das Achsenrudiment ist oft so minimal entwickelt, daß der Druck, den es gemäß seiner Lage auf die Rückenseite der Palea superior ausübt, eine ganz untergeordnete Rolle spielt und nicht die Anlage der ganzen Blüte bedingen kann; 4. in den Fällen, wo auch entwicklungsgeschichtlich kein Achsenhöcker mehr nachweisbar ist, ist auch keine inaktive Zellzone an seiner Stelle wirkend; trotzdem entwickeln sich diese Blüten trimer mit zweispaltiger Palea superior oder Verkümmerung derselben wie z. B. bei Alopecurus; auch die untere Blüte in dem zweiblütigen Ährchen von Zea und den Paniceen ist kein Kontaktkörper im Sinne Schumann's; diese untere Blüte wird nur etwas gedrückt durch die starke Entwicklung der oberen, nicht aber die letztere durch die untere „mechanisch" bedingt; 6. die lateralen Blüten sind durch reihenweise Übergänge mit den terminalen verbunden.

Was den letzteren Punkt anlangt, so haben wir folgende Typen der Grasblüte: I. Laterale Blüten; diese entsprechen dem ursprünglichen Typus; II. Pseudoterminale Blüten: 1. das Achsenrudiment ist an der fertigen Blüte als deutlicher Fortsatz noch sichtbar (z. B. Hordeum); 2. das Achsenrudiment ist nur mehr entwicklungsgeschichtlich nachweisbar (z. B. Streptochaeta); 3. ein eigentliches Achsenrudiment ist auch entwicklungsgeschichtlich nicht mehr nachweisbar, aber ein kleines, später nicht mehr als gesondert sichtbares Stück des Vegetationspunktes wird nicht zur Blütenbildung verbraucht (z. B. Phalaris); 4. in der Regel ist auch entwicklungsgeschichtlich kein Achsenrudiment mehr auffindbar, aber die latente Anlage hierzu noch vorhanden (Setaria); 5. in keinem Stadium ist irgend ein Achsenrudiment nachweisbar, aber der Blütenvegetationspunkt zeigt auch bei radiären Infloreszenzen ein Unsymmetrischwerden und ungleichmäßige Anlage der Organe (z. B. Paniceae, Zea, Alopecurus). III. Terminale Blüten: der ganze Vegetationspunkt wird restlos zur Blütenbildung verbraucht, Anlage vollständig symmetrisch, Palea superior niemals gespalten, aus einem gemeinsamen Primordium hervorgehend (Maillea, Anthoxanthum).

Daraus ergibt sich ferner: 1. die von Schumann behauptete Beziehung zwischen Kontaktkörper bzw. Achsenrudiment und der Zweispaltigkeit der Palea superior besteht nicht regelmäßig (vgl. Coleanthus, Hierochloa); 2. pseudoterminale Blüten können eine gespaltene (Hordeaceen usw.) oder eine einfache Palea superior haben (Hierochloa); terminale Blüten haben eine ungespaltene aus einem einheitlichen Primordium

hervorgehende Palea superior: 4. der Achsenhöcker ist ein funktionslos gewordenes rudimentäres Organ; ausnahmsweise entwickelt sich an ihm eine Blüte.

Es ist nun noch der Typus von Gramineen zu besprechen, bei denen sechs Stamina ausgebildet werden, wie dies beim Reis der Fall ist.

12. Oryza sativa.

Die Entwicklungsgeschichte stimmt im wesentlichen mit den Angaben von Wigand (Tafel VI, Fig. 35—38) überein. Das Diagramm hat Eichler in den Blütendiagrammen mitgeteilt (Fig. 61). Wenn hier sechs Blätter vor den Staubblättern gezeichnet sind, so bedarf dies nicht, wie Schumann meint, einer Korrektur, denn jene von Eichler als 1 und 2 bezeichneten kleinen Hüllblätter sind tatsächlich unterhalb der beiden normalen Glumae an den jüngeren Stadien als zwei Blättchen vorhanden und als verkümmerte Hüllspelzen aufzufassen. Von einem Achsenende, das Eichler theoretisch annahm, habe ich gleich Schumann nichts wahrnehmen können. Wenn dagegen Schumann behauptet, daß von den sechs Stamina, die des zweiten Kreises zuerst angelegt werden, so ist dies nach seiner Zeichnung Tafel V, Fig. 3 zwar nicht zu bezweifeln, aber sicher nur ein abnormer Fall, wie mir auch daraus hervorzugehen scheint, daß die Stamina des nach Schumann später erscheinenden ersten Kreises anfangs kleiner sein sollen, namentlich ist das hintere Staubblatt des genannten Staminalkreises

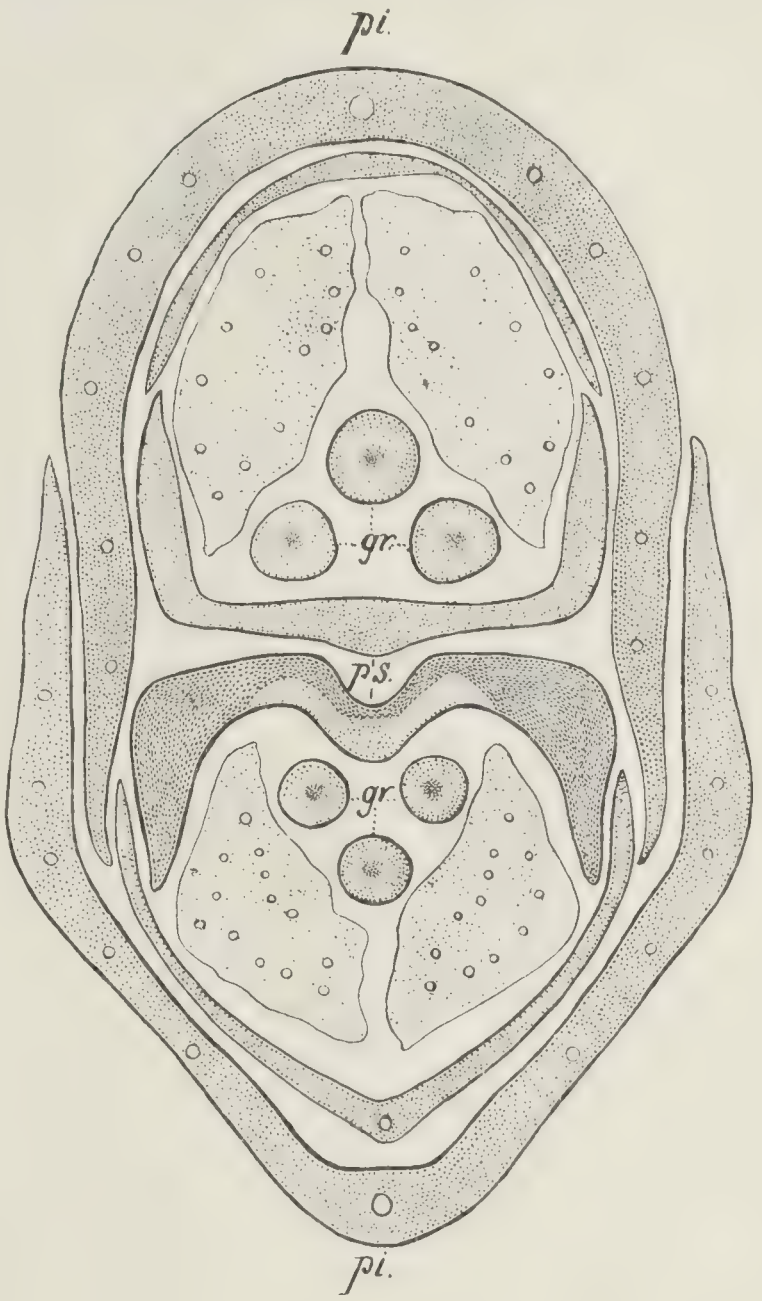


Fig. 14. Hoch geführter Querschnitt durch ein zweiblütiges Ährchen von Oryza sativa; *pi* = Palea inferior, *ps* = Palea superior, *gr* = Äste des dreigriffeligen Fruchtknotens, Lodiculae stark entwickelt.

nach Schumann Tafel VI. Fig. 5 auffallend klein. Ich fand stets gleich Wigand (vgl. dessen Fig. 36, Tafel V), daß die Staubblätter des ersten Kreises primär entstehen, wobei die beiden vorderen etwas vor-

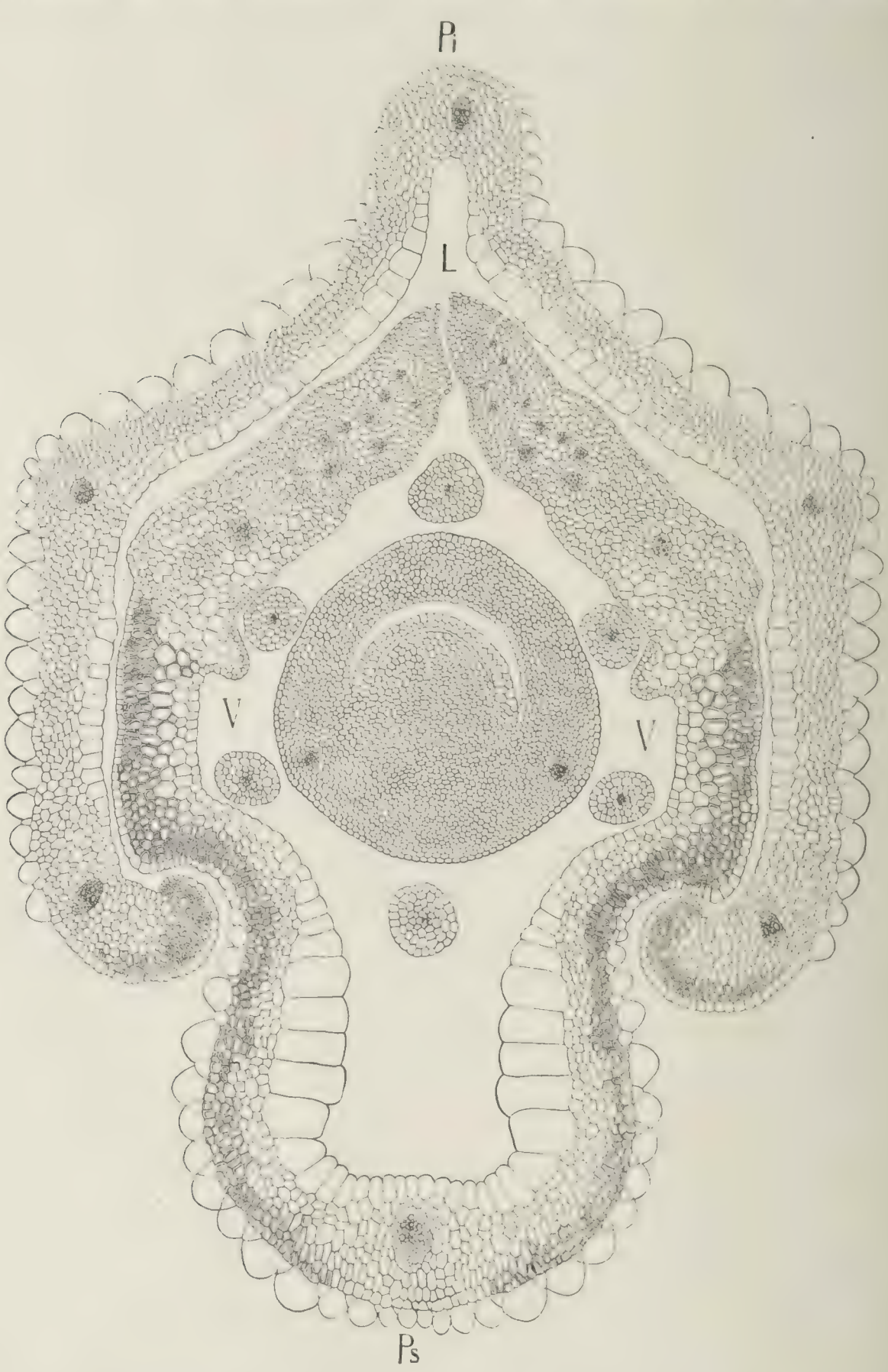


Fig. 15. Tiefer geführter Querschnitt durch ein einblütiges Ährchen von Oryza sativa: Lodiculae *L* und Palea superior *Ps* miteinander verwachsen; *V* = Verwachsungsstelle, *Pi* = Palea inferior; den 2 Griffeln entsprechend im Fruchtknoten 2 Leitbündel.

auseilen; die sekundär auftretenden Stamina des zweiten Kreises sind zwar anfangs etwas kleiner als die äußeren, doch nicht so erheblich als dies bei der von Schumann gezeichneten, offenbar abnormen Blüte der Fall

ist. Nach Schumann's Zeichnung würden auch die Stamina des zweiten Kreises tiefer stehen, was normal gleichfalls nicht vorkommt. Auf welche Abwege Schumann durch konsequentes Verfolgen seiner Vorstellung kam, zeigt seine Deutung der übrigen Blütenteile; er kehrte nämlich das Eichler'sche Diagramm um und hielt die Palea inferior für eine Gluma, die Palea superior für eine Palea inferior, die Palea superior denkt er sich wie bei Alopecurus abortiert, eine Auffassung, deren Unrichtigkeit schon daraus erhellt, daß die Palea inferior eine Borste hat. Trotzdem kein Achsenhöcker, auch anatomisch nicht nachweisbar ist, rechne ich auch den Reis zu den Gräsern mit pseudoterminalen Blüten, zu denen ihn das unsymmetrische Auftreten der Organe an der Vegetationsachse weist, wie es besonders in den von Schumann abgebildeten, aber freilich falsch gedeuteten Fällen deutlich in die Erscheinung tritt; für die pseudoterminale Anlage spricht auch die zweikielige Beschaffenheit der Palea superior. Wie Schumann hat sich aber auch Wigand durch eine bei Oryza nicht gerade seltene Anomalie zu einem Irrtum verleiten lassen, indem er die Lodiculae (Textfig. 14) als stipulare Anhängsel der Palea superior erklärte und auch so auf Fig. 40 seiner Tafel V darstellte. Das ist natürlich nicht zutreffend. Auch beim Reis entstehen die Lodiculae stets getrennt, aber ziemlich spät, werden dann auffallend groß und sind von zwei Reihen starker Leitbündel durchzogen; der Form nach sind die Lodiculae etwas ausgehöhlt, jedoch nicht so stark wie beim Mais. Nun kommt es aber tatsächlich vor, daß die Lodiculae mit der Palea superior vollständig verwachsen, wie ich in mehreren Fällen deutlich beobachtete (Textfig. 15).

Interessante Verhältnisse bietet auch das Pistill. Der Reis hat nämlich gewöhnlich nicht zwei Griffel, sondern man findet fast immer hinter den beiden Griffeln ein kurzes, mit einem rudimentären Leitbündel versehenes Spitzchen, welches Schenck auch von Brizopyrum Siculum, Phragmites, Calamagrostis, Aira, und Lamarckia beschrieb und für Analoga zu den bei verwachsenen Scheidenrändern gegenüber der Blattmitte vorkommenden grannenförmigen Fortsätzen hielt, eine Deutung, deren Unwahrscheinlichkeit sofort einleuchtet, wenn man bedenkt, daß dieses Spitzchen beim Reis nicht allzuselten ein dritter hinterer Griffel wird, wie er bei den meisten Bambuseen stets vorhanden ist, daß ferner das Leitbündel dieses Spitzchens dieselbe Lage hat, wie das von mir in vielen zweigriffeligen Fruchtknoten beobachtete dritte rudimentäre dorsale Bündel gegenüber der Insertion der Samenanlage und daß auch bei zweigriffeligen Gräsern oft eine Reduktion des einen Griffels auf ein derartiges Spitzchen erfolgt, wie

ich solches z. B. bei Cynosurus echinatus beobachtete (Textfig. 16). Andererseits kommt es beim Reis vor, daß einer der beiden vorderen Griffel auf ein Spitzchen reduziert, der dritte hintere dagegen entwickelt ist (Textfig. 17). Der dreigriffelige Reis stellt übrigens keine besondere Rasse dar, sondern man findet an ein und derselben Pflanze die verschiedensten Variationen der Griffelausbildung.

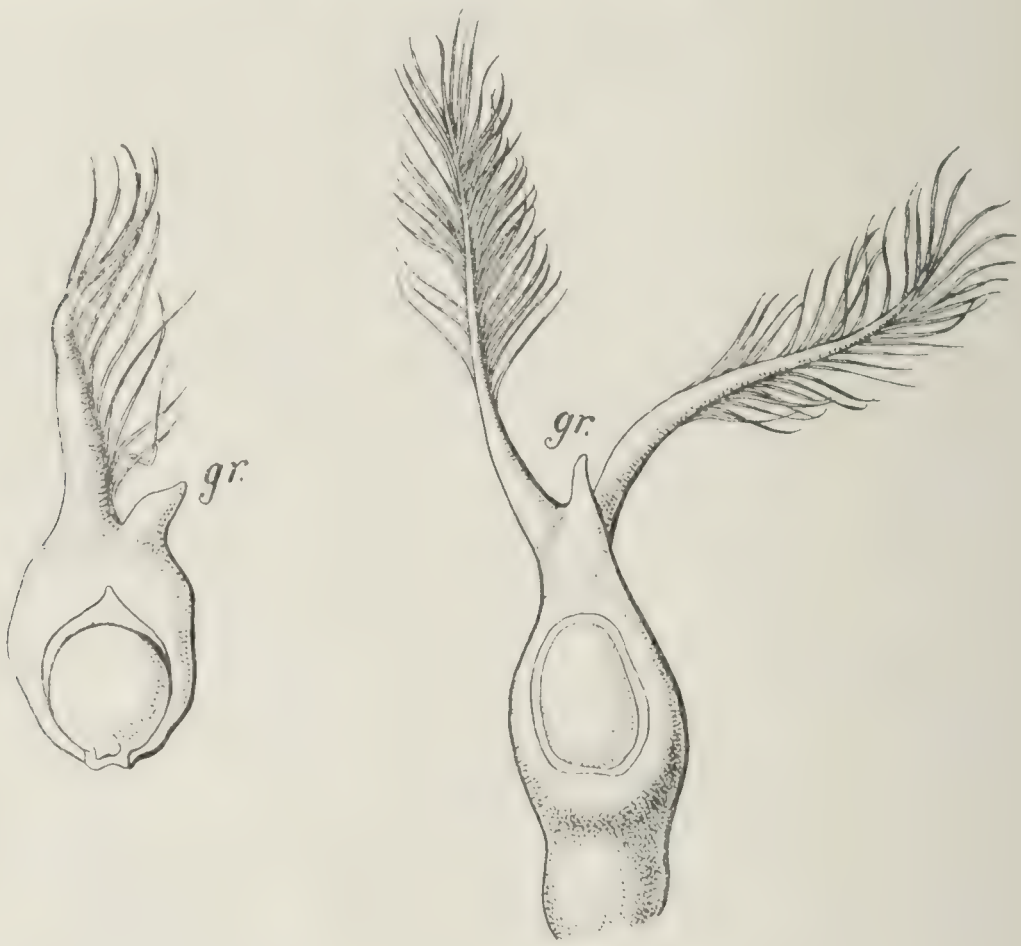


Fig. 16. Fig. 17.

Fig. 16. Cynosurus echinatus; der eine Griffel auf ein Spitzchen *gr* reduziert.

Fig. 17. Pistill von Oryza sativa; der eine der beiden vorderen Griffel auf ein Spitzchen *gr* reduziert.

Von weiteren hexandrischen Gräsern wollen wir einige Formen aus der Unterfamilie der Bambusoideae besprechen und zwar

13. Arundinaria und Schizostachyum.

Arundinaria, von der ich die in unseren Gärten häufige Arundinaria Simonii untersuchte, möchte ich hier deshalb anführen, weil Eichler das Diagramm (Fig. 58 b) mitgeteilt hat. Das von Eichler gegebene Diagramm stellt eigentlich keine echte Bambusa, sondern das einer Arundinaria dar, die ja früher auch teilweise zu Bambusa gestellt wurde. Die Gruppe Euarundinaria ist dadurch charakterisiert, daß sie nicht, wie die übrigen Bambuseen sechs, sondern nur drei Staubblätter hat. Das Eichlersche Diagramm bedarf insofern einer Richtigstellung, als hier neben den Lodiculae, die bei den Bambuseen bekanntlich in

Dreizahl auftreten, nebenblattartige Anhängsel der Palea superior angegeben werden. Diese Stipularlodiculae, wie sie Eichler nennt, sind in Wirklichkeit nicht vorhanden, die Palea superior entsteht hier, wie bei den übrigen Gräsern aus zwei Primordien und ist vollständig frei. Besonders stark ist bei Arundinaria das Achsenende entwickelt, das auftritt, wenn die zwei Teilprimordien der Palea superior gegeneinander zu wachsen beginnen. Nach der Verschmelzung der Palea superior und der Ausgliederung des Staminalkreises entstehen auch die drei blattartigen Lodiculae, wobei die beiden hinteren im Wachstum voraus eilen; die vordere Lodicula ist dementsprechend auch im fertigen Zustand etwas schmäler. Sämtliche Lodiculae sind mit einer Reihe zahlreicher, wohl ausgebildeter Leitbündel versehen. Der Fruchtknoten zeigt den drei Narben entsprechend zwei laterale und ein dorsales Leitbündel (Textfig. 18).

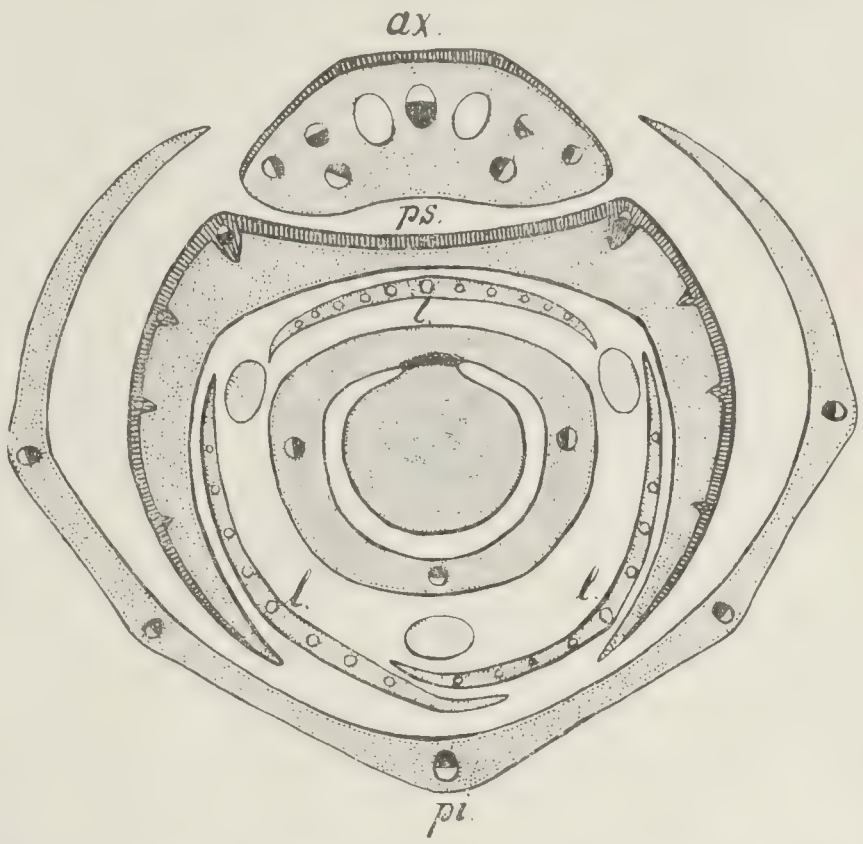


Fig. 18. Arundinaria Simonii; Querschnitt, drei Lodiculae und drei Leitbündel im Fruchtknoten.

Den echten Bambusoiden-Typus mit sechs Stamina zeigt ein Querschnitt durch Schizostachyum elegantissimum. Hier folgen auf die zwei Glumenpaare die Paleae und dann drei Lodiculae, die zu den größten gehören, die wir kennen. Sie sind von fünf bis acht starken Leitbündeln durchzogen, die sich unter der Mitte der Lodicula auch teilen, von breit dreieckiger Gestalt, vorn akuminat und mit zahlreichen langen, steifen, einzelligen Haaren besetzt (Textfig. 19); die dritte vordere Lodicula ist wieder etwas schmäler. Das Mesophyll der Lodiculae besteht aus parenchymatischen, langgestreckten und dünnwandigen Zellen, die Epidermiszellen sind ebenso, nur etwas schmäler. Ein Achsenende konnte ich an den Blüten nicht finden, ob in den jüngeren Stadien ein solches vorhanden ist, vermag ich nicht anzugeben, da das Material zu entwicklungsgeschichtlichen Studien keine Gelegenheit bot. Bemerkenswert ist jedoch die einkielige Palea superior, die wahrscheinlich wie bei Anthoxanthum aus einem einheitlichen Primordium hervorgeht und die Möglichkeit einer Terminalblüte nahelegt. An dem Fruchtknoten be-

finden sich drei getrennte Griffel und dementsprechend auf dem Querschnitt wieder die drei dazugehörigen Leitbündel (Textfig. 20 und 21).

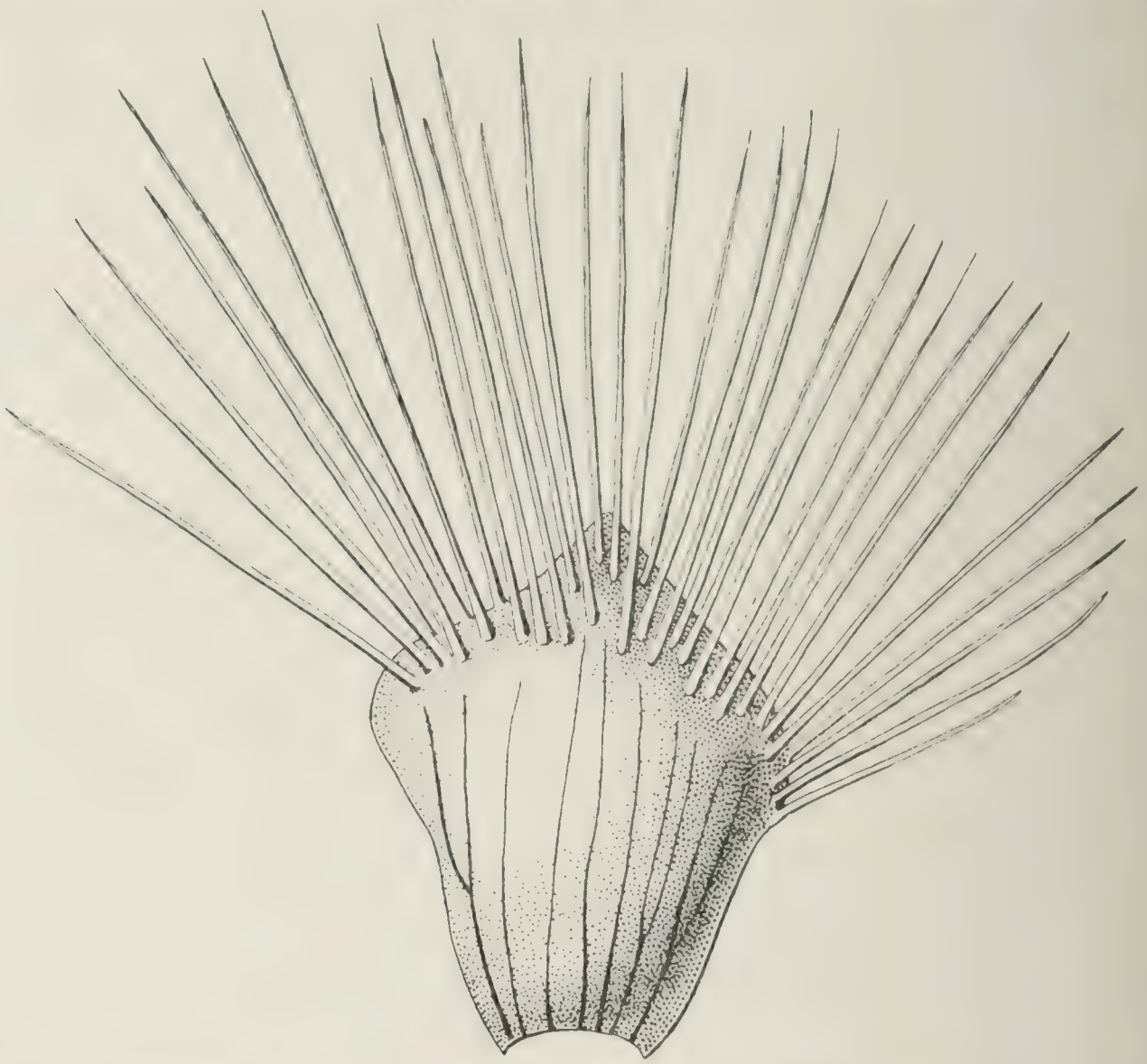


Fig. 19. Eine der beiden hinteren Lodiculae von Schizostachyum elegantissimum mit den Leitbündeln, stark vergrößert.

Von tetrameren Grasblüten stand mir leider fast gar kein Material zu Gebote; es sei hier nur ein Fall im Zusammenhange betrachtet, nämlich die brasilianische Anomochloa.

14. Anomochloa marantoidea.

Von dieser seltenen Graminee, die in den wenigsten Sammlungen vertreten ist, erhielt ich durch die Liebenswürdigkeit Eduard Hackels ein Ährchen, von dem sukzessive Mikrotomschnitte hergestellt wurden. Die Ährchen sind bei Anomochloa in die Achsel einer Spatha eingeschlossen. Nach Brongniart, dem Autor der Pflanze, fehlen die Glumae, die beiden Paleae schließen eine terminale Blüte ein. Lodiculae sind nicht vorhanden, dagegen im Inneren um die vier voneinander gleich weit abstehenden Stamina ein ziemlich weiter, am Grunde durch eine dünne Membran verwachsener und oben in zahlreiche dichte Haare zerteilter Ring; der Griffel ist lang fadenförmig und ungeteilt. Doell erhielt ein Exemplar aus dem Pariser Garten, wo die Pflanze aus Samen.

die Morel aus der Provinz Bahia gesandt hatte, kultiviert wurde, und bestätigte die terminale Stellung der Blüten. Die Querschnitte (Textfig. 22), die ich durch die Blüte nach Abtrennung der Spatha machte, zeigten mir nun ein etwas anderes Bild, als es Brongniarts Diagramm wiedergibt. Den vier Staubgefäßen, bezüglich deren Stellung ich auf die An-

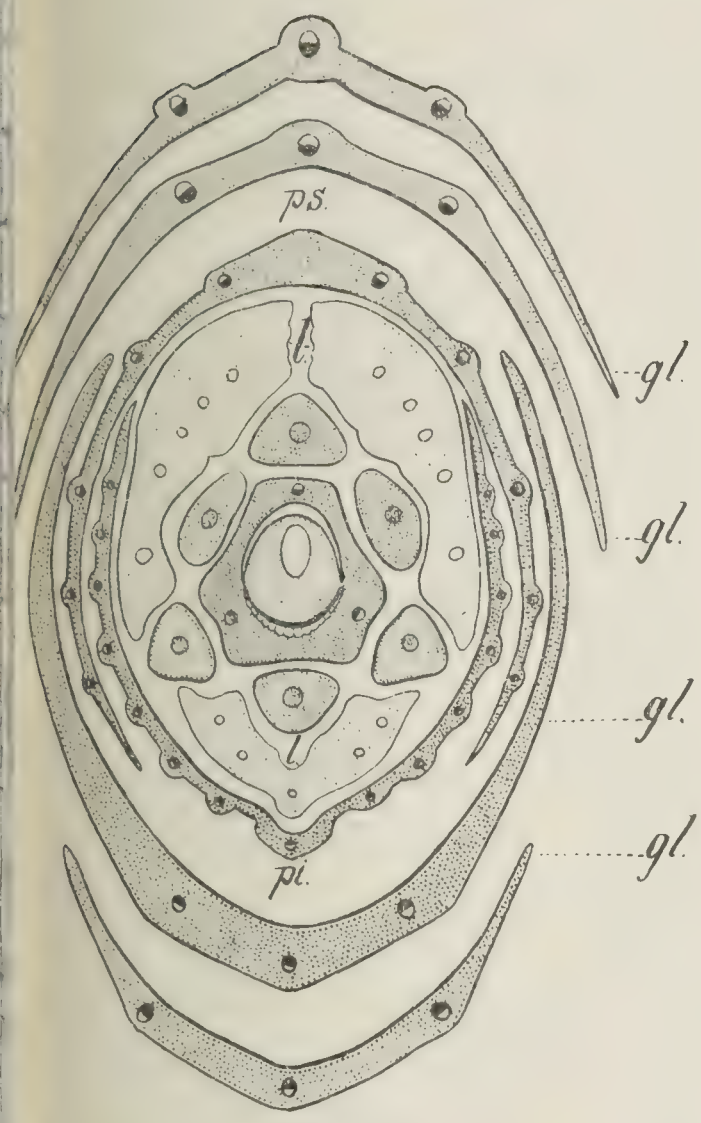


Fig. 20.

Fig. 21.

Fig. 20. Querschnitt durch ein Ährchen von Schizostachyum elegantissimum; *gl* = Glumae, *pi* = Palea inferior, *ps* = Palea superior, *l* = Lodiculae; Fruchtknoten mit drei Leitbündeln.

Fig. 21. Längsschnitt durch ein Ährchen von Schizostachyum elegantissimum; Samenanlage normal.

gaben Brongniarts angewiesen bin, gehen zwei Blätter voraus, die aber nicht, wie Brongniart will, als Palea inferior und Palea superior gedeutet werden können, da beide nicht miteinander alternieren, sondern hintereinander liegen. Auch in der Struktur dieser Hüllblätter finden sich Anhaltspunkte für ihre Deutung. Das obere dieser Hüllblätter weist nämlich einen charakteristischen Bau auf. Die beiden Ränder greifen übereinander und zwar derart, daß der übergreifende Rand krumm-

stabförmig gebogen ist, der untere dagegen amboßförmige Gestalt hat, wodurch, da beide Ränder aus stark verdickten Zellen bestehen und fest aufeinander liegen, ein eigenartig verzahnter Verschluß zustande kommt (Textfig. 23), der sein Analogon — nur in schwächerem Grade — in der Palea inferior von Oryza findet, wo wir in dem einblütigen Ährchen gleichfalls die beiden Ränder krummstabförmig gebogen sehen. Ich halte demnach das obere Hüllblatt für eine zweifellose Palea inferior, das untere aber, das ja weder eine Borste noch Granne hat, für eine innere Gluma, während die entsprechende äußere abortiert ist, offenbar im Zusammenhange damit, daß ja hier die große einhüllende Spatha den Schutz der Blüte übernommen hat. Dafür, daß mit dem Überflüssigwerden eines Organs eine Verkümmerung desselben eintritt, liefert Anomochloa noch einen weiteren Beleg in dem Fehlen der Lodiculae, die ja hier vollständig zwecklos wären. Der Haarring vor den Stamina ist demnach kaum etwas anderes, als das äußere Perigon, das wir sonst nirgends mehr in dieser Form einer verwachsenen Blütenhülle bei den Gräsern antreffen; für diese Deutung würde auch eine gewisse Analogie mit dem nachher anzuführenden Lygeum sprechen, doch läßt sich ohne entwicklungsgeschichtliche Untersuchung nichts Bestimmtes sagen und es wäre auch möglich, daß dieser pappusähnliche Haarring eine der Fruchtverbreitung angepaßte Neubildung darstellt. Der Fruchtknoten zeigt auf dem Querschnitt drei starke Leitbündel von derselben Stellung wie bei Bambus, die Samenanlage ist normal. Von jenen drei Leitbündeln gehen die beiden lateralen in den fadenförmigen ungespaltenen Griffel, der auch hier wie bei Zea, Nardus und Lygeum aus zwei Teilen verwachsen ist.

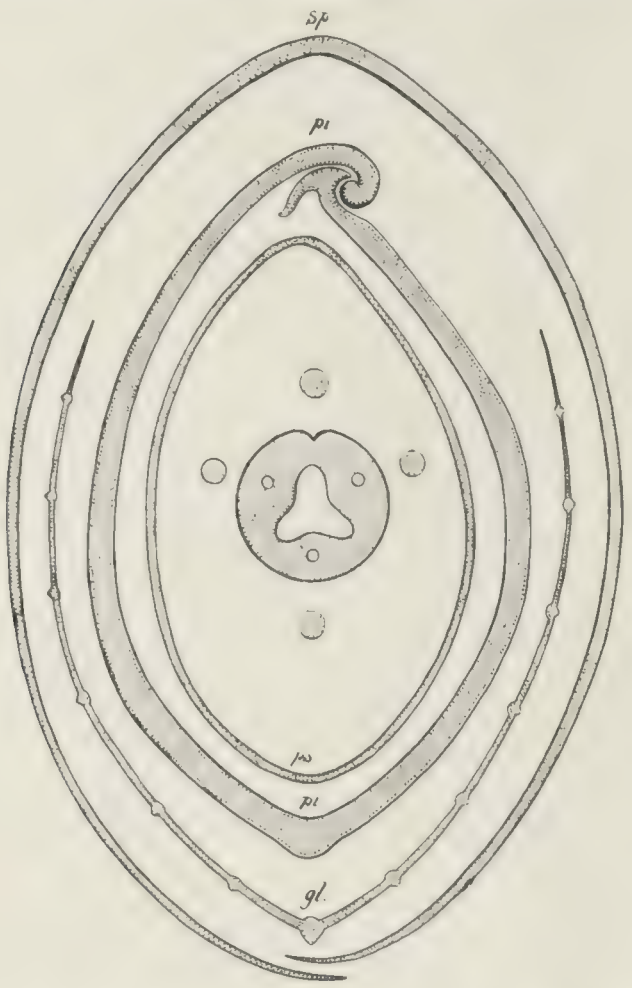


Fig. 22. Mikrotomschnitt durch ein Ährchen von Anomochloa marantoidea; *sp* = Spatha, *pi* = Palea inferior, *ps* = verwachsene Palea superior.

15. Lygeum spartum.

Lygeum erinnert in mehrfacher Beziehung an Anomochloa. Wie bei dieser sind die Ährchen eingeschlossen in eine große derbe Spatha.

die Palea superior ist mit dichten langen Haaren bedeckt und gleicht bei äußerlicher Betrachtung etwa einer größeren Lodicula, der Griffel ist einfach und fadenförmig, auf dem Querschnitt wieder drei Leitbündel zeigend. Staubblätter sind aber nur drei vorhanden, wobei die beiden vorderen stark nach rückwärts verschoben sind, was hier damit in Zusammenhang zu bringen ist, daß bei Lygeum zwei Ährchen innerhalb der gemeinsamen Spatha und auch die Paleae inferiores mit breitem Rande verwachsen sind (Textfig. 24).

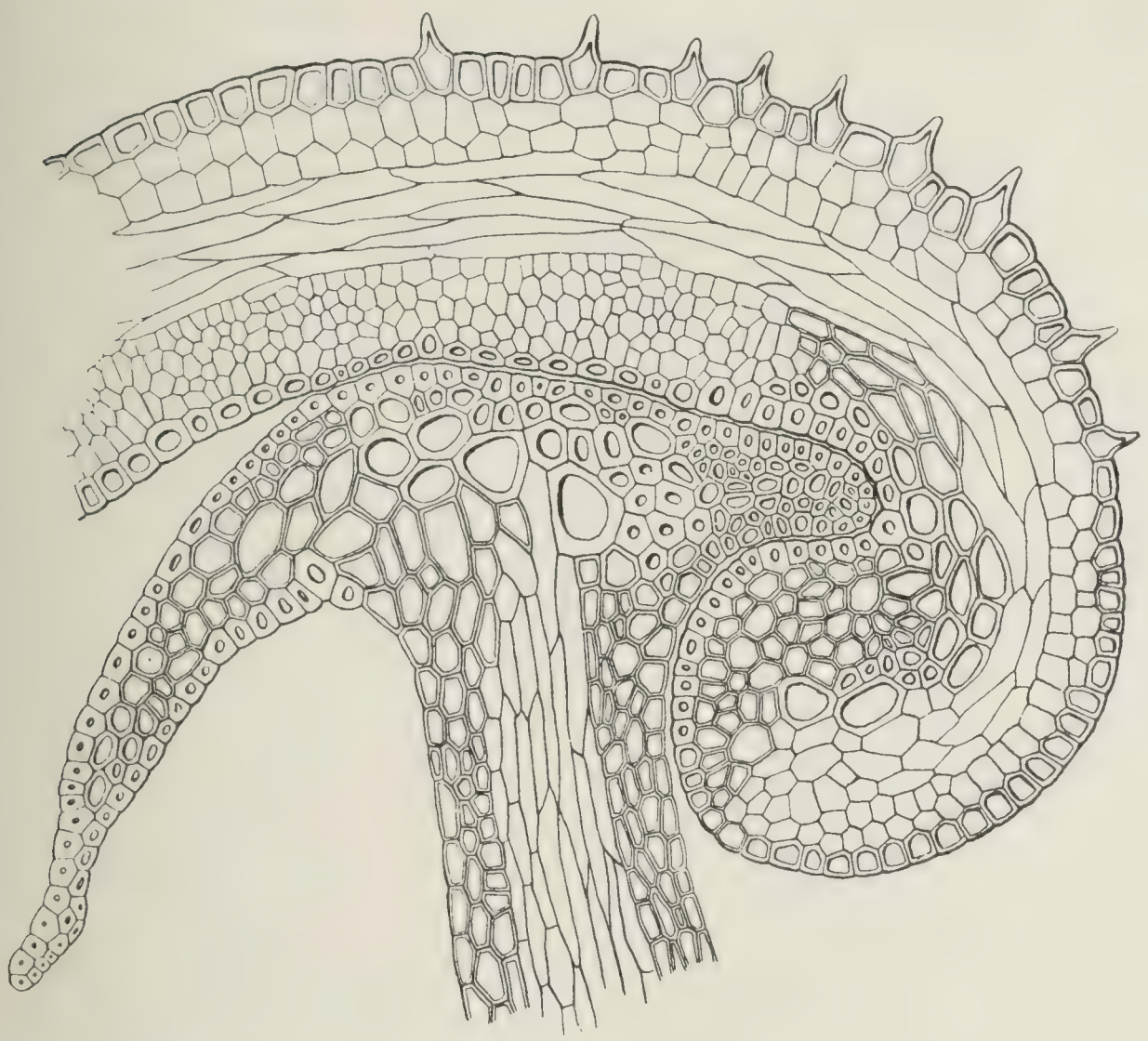


Fig. 23. Eigenartiger verzahnter Verschluß der Palea inferior bei Anomochloa marantoidea.

Es sind noch einige Beispiele von solchen Gräsern zu besprechen, die eine größere Zahl von Staubblättern, nämlich zwölf und mehr entwickeln, weil man in diesem Verhalten einen Beweis zu erblicken geglaubt hat, daß man bei den Gramineen mit einem gemeinsamen Grundplandiagramm nicht auskommen könne.

16. Pariana.

Pariana ist, wie wir längst wissen, ein monözisches Gras, das in einem Wirtel sechs Ährchen enthält; das mittlere ist weiblich und wird von den fünf männlichen umgeben (Textfig. 25). Die transversalen

Hüllspelzen derselben wurden schon bei Hordeum besprochen. Die männlichen Blüten (Textfig. 26 u. 27) sollen nach Angabe der Floren 10—40 Staubblätter haben, doch ist bei den höheren Zahlen nicht bekannt, ob sich nicht mehrere dieser Stamina, vielleicht je drei, am Grunde vereinigen. Bei dem mir vorliegenden Material wurden 12 bis 13 Staubblätter beobachtet und da Goebel, der zuerst Pariana genauer morphologisch untersuchte, fand, daß in der weiblichen Blüte sechs Staubblattrudimente auftreten, so sind auch die 12 bzw. noch zahlreicheren Stamina von Pariana auf die beiden normalen Staubblattkreise der Gramineen zurückzuführen. Die Annahme derartiger Spaltungen ist durchaus naheliegend, denn einerseits treten schon in der normalen, trimeren Gramineenblüte derartige Spaltungen ein — ich beobachtete dies z. B. bei dem dritten hinteren Staubblatt von Paspalum — andererseits handelt es sich ja bei Pariana um ein monözisches Gras, wo in der männlichen Blüte auch keine Rudimente eines Fruchtknotens mehr vorhanden sind, also offenbar mehr Raum für derartige Spaltungen vorhanden ist, und daß mit der Getrenntgeschlechtigkeit eine Neigung zur Vermehrung der Staminalzahl eintritt, dafür bietet die nachher kurz anzuführende Luziola ein weiteres Beispiel. Solange sich keine Gelegenheit zu entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen bietet, bleibt es freilich offen, ob diese zwölf Staubblätter, die jedenfalls nicht in vier dreizählige Kreise angeordnet sind, durch Dédoublement oder, was mir wahrscheinlicher erscheint, durch Spaltung jedes Staubblattes der beiden Staminalkreise entstehen. Die für Pariana angenommenen Spaltungen der Staubblätter gehen aus den nebenstehenden Figuren deutlich hervor. Je

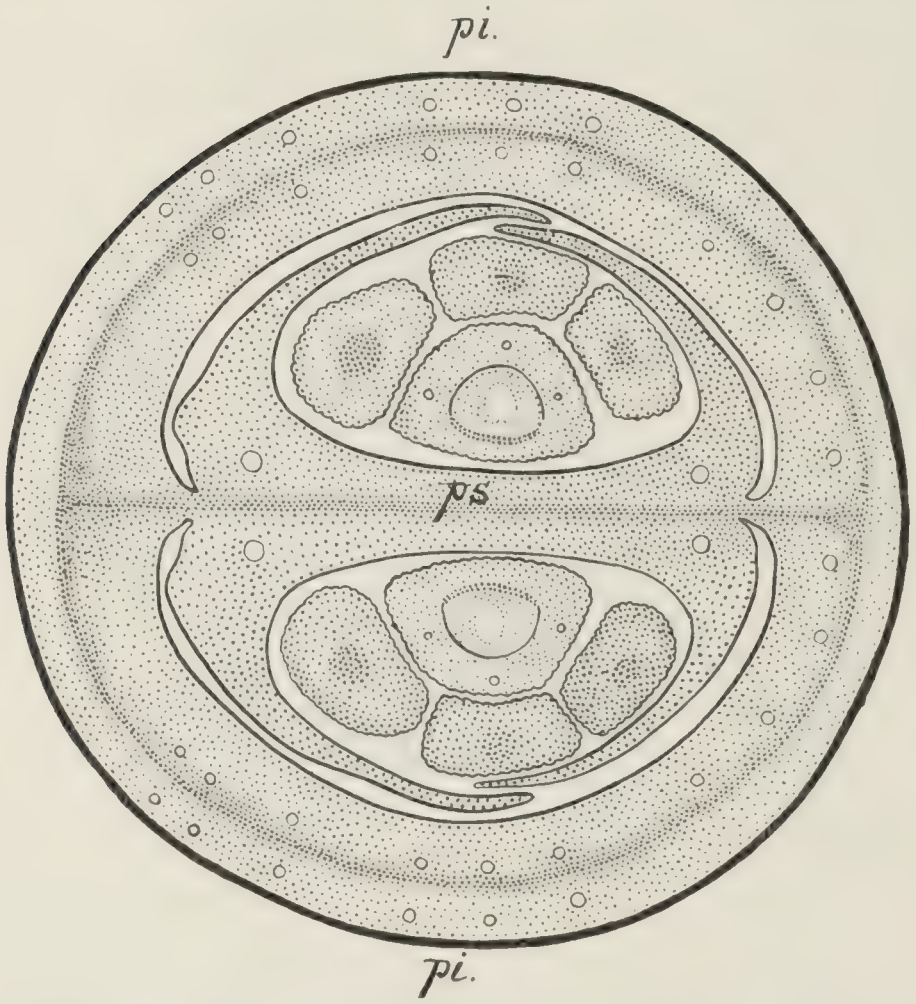


Fig. 24. Querschnitt durch das zweiblütige Ährchen von Lygeum spartum (Spatha wegpräpariert); Palea inferior *pi* mit breitem Rande verwachsen.

nachdem nun einzelne dieser einmal gespaltenen Stamina eine weitere Spaltung eingehen, erhöht sich natürlich ihre Gesamtanzahl. Im übrigen sind bei Pariana vor allem, worauf namentlich Goebel mit Nachdruck hinwies, die wohlentwickelten drei Lodiculae hervorzuheben, von denen die beiden hinteren breiter und mit einer Reihe von Leitbündeln versehen sind, während die vordere schmälere in den männlichen Ährchen fehlende Lodicula deren entbehrt. Der Fruchtknoten zeigt auf dem Querschnitt meist zwei, bei manchen Arten, wie z. B. Pariana inter-

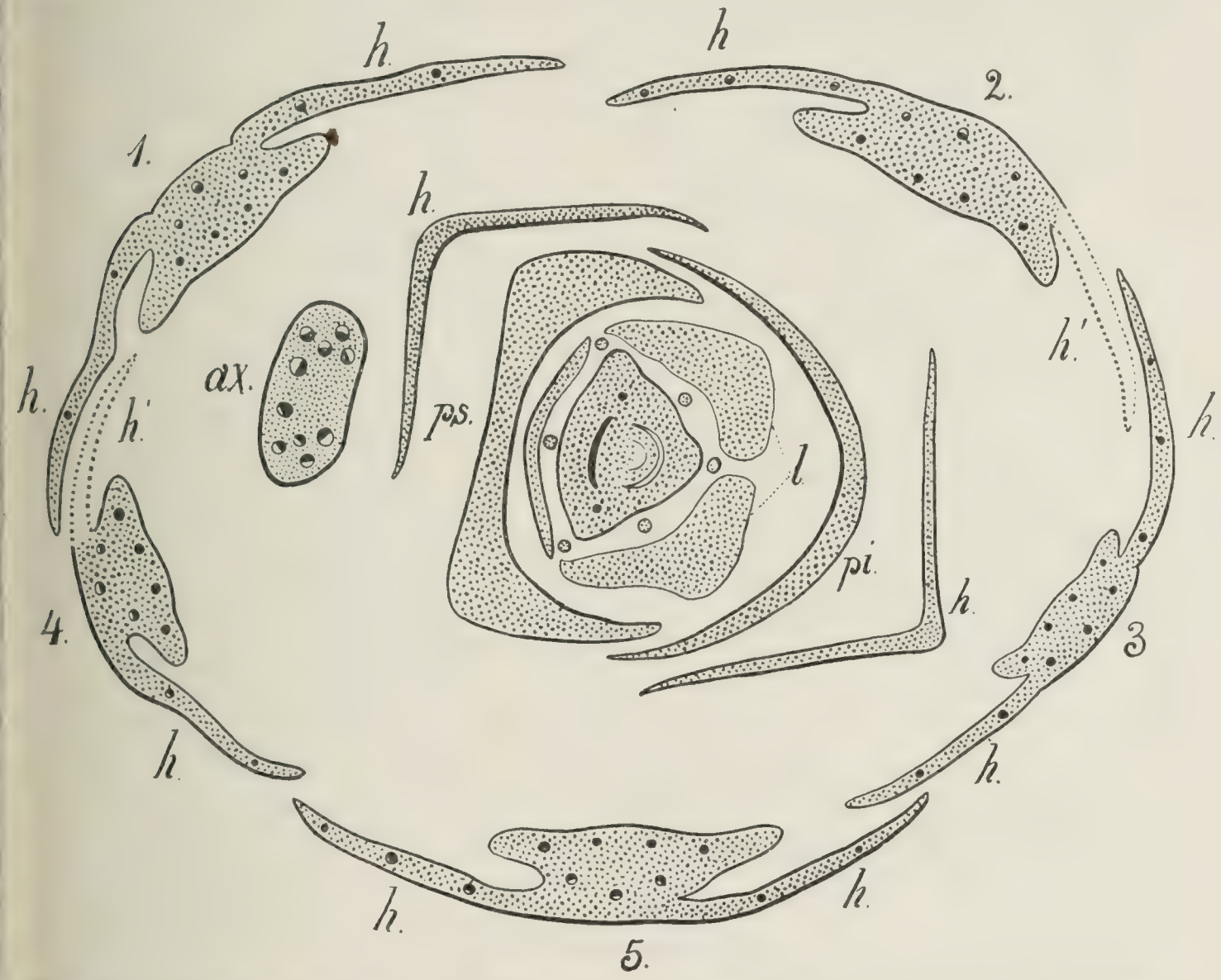


Fig. 25. Ährchenkomplex von Pariana spec. (leg. Goebel). 1—5 ♂ Ährchen mit den Hüllspelzen *h*, in der Mitte ein ♀ Ährchen; in Ährchen 2 und 3 abortierte die in der Anlage vorhandene Spelzenhälfte *h'*.

media, auch drei wohlausgebildete Leitbündel. 7—14 Stamina werden angegeben von

17. Luziola.

Ich untersuchte von dieser monözischen Gattung Luziola peruviana. Die männlichen Blüten enthalten hier 14 Staubblätter. Wir kommen aber auch hier zu der normalen Disposition des Monocotyledonentypus, wenn wir annehmen, daß sich die drei Stamina des äußeren Kreises dreimal gespalten haben, die beiden vorderen des inneren Kreises zweimal, während das hintere Staubblatt des inneren Kreises als einziges

ungespalten blieb (Textfig. 28). Daß diese Teilungen kleine Verschiebungen in der Lage zur Folge haben, versteht sich von selbst, doch wird die Annahme dieser Spaltung auch dadurch gestützt, daß, wie die aufeinander folgenden Mikrotomschnitte zeigen, die von mir als Spaltungen aufgefaßten Stamina an den tieferen der Basis entsprechenden Schnitten genähert erscheinen, ohne sich aber zu vereinigen. Außer den Staubblättern sind an der männlichen Blüte von Luziola nur noch zwei Hüllblätter entwickelt, die ihrer Ausbildung nach nur die Palea inferior und superior darstellen können. Die weiblichen Blüten, die ebenso einfach gebaut sind, zeigen keine Andeutung von Staubblattrudimenten.

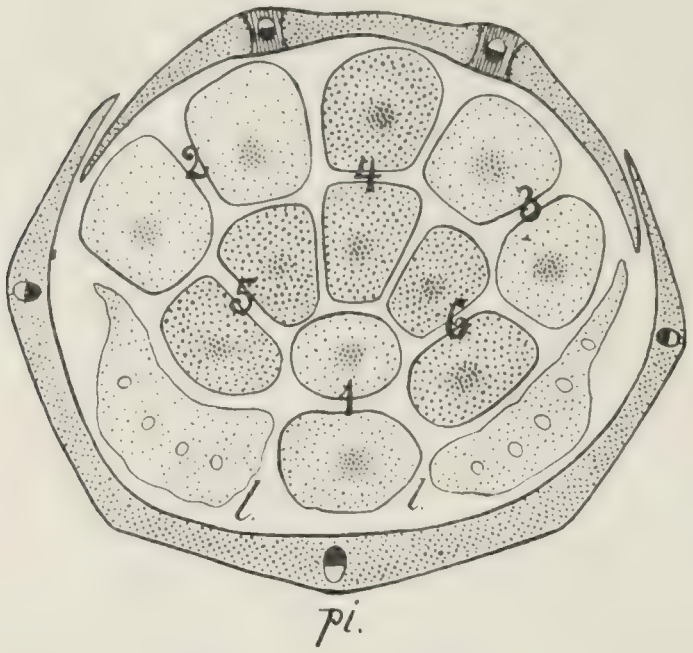


Fig. 26. Männliches Ährchen von Pariana spec. 12 stamina; l = Lodiculae.

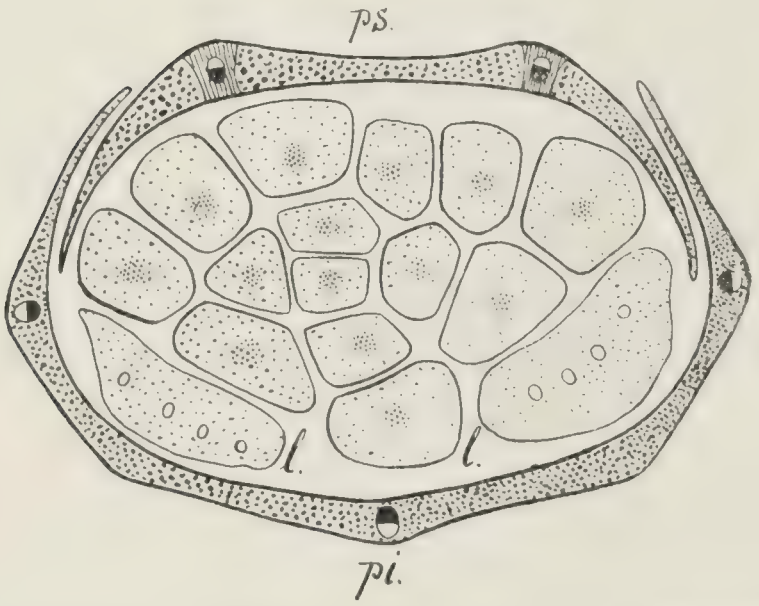


Fig. 27. Männliches Ährchen von Pariana spec. mit 13 Stamina.

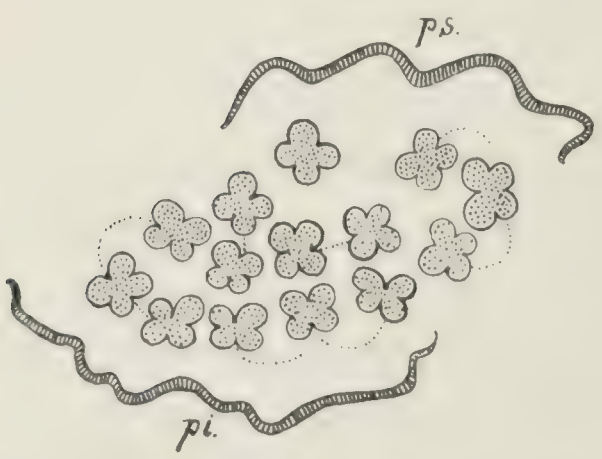


Fig. 28. Querschnitt von Luziola peruviana mit 14 Stamina.

Unter den polymeren Gramineen gibt es interessanterweise auch solche, bei denen die Staubblätter zu einer langen Röhre verwachsen sind, in die der Griffel eingeschlossen ist. Eine der merkwürdigsten hierher gehörigen Formen ist

18. Ochlandra travancorica.

Von dieser Bambusee, die in den indischen Bergen in 900—1500 m Höhe vorkommt, erhielt ich Alkoholuntersuchungsmaterial dank dem Entgegenkommen des Herrn Dr. O. Stapf. Leider konnte die Ent-

wicklungsgeschichte nicht näher ermittelt werden; ein einziges jüngeres Ährchen zeigte, daß die Staubblätter als neun Höcker angelegt werden, die Staubröhre selbst durch nachträgliches Wachstum entsteht (Textfig. 30). Auch die Staubröhre zeigt, soweit ich an dem untersuchten Material beobachten konnte, stets neun Leitbündel an den tiefer geführten Schnitten. Doch vereinigen sich diese Leitbündel später nicht (Textfig. 29). Der Fruchtknoten ist teilweise mit der Staubröhre verwachsen und besteht aus zwei Fruchtblättern. Nach einer alten Zeichnung von Beddome (Fl. sylr. CCXLIV) soll der Griffel 5—6 feder-

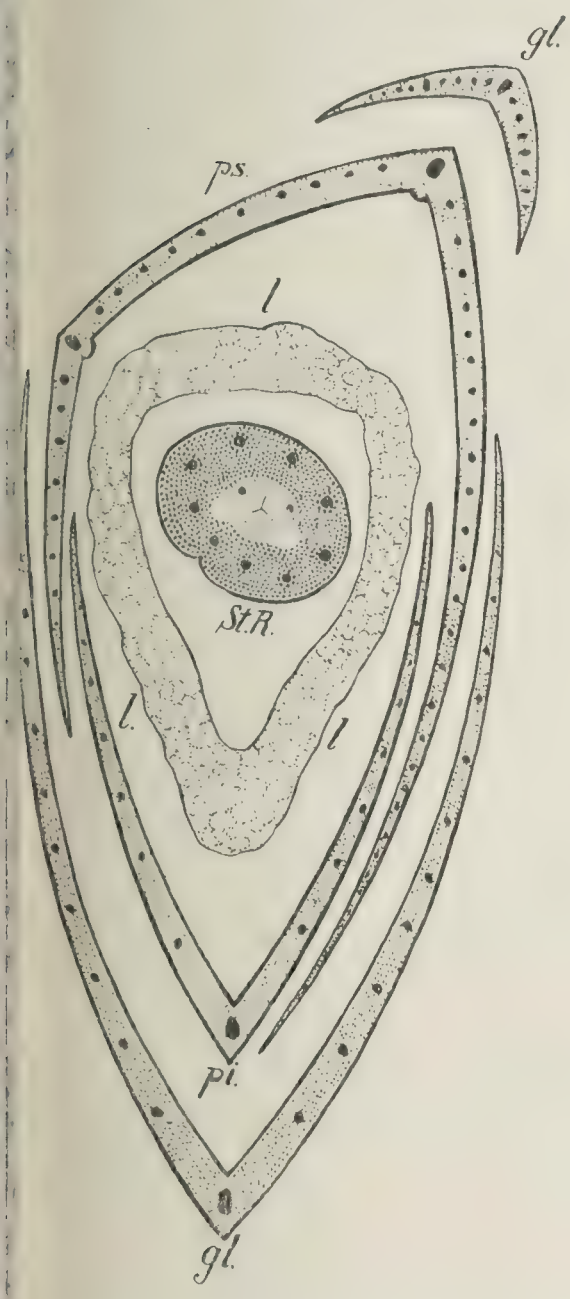


Fig. 29.

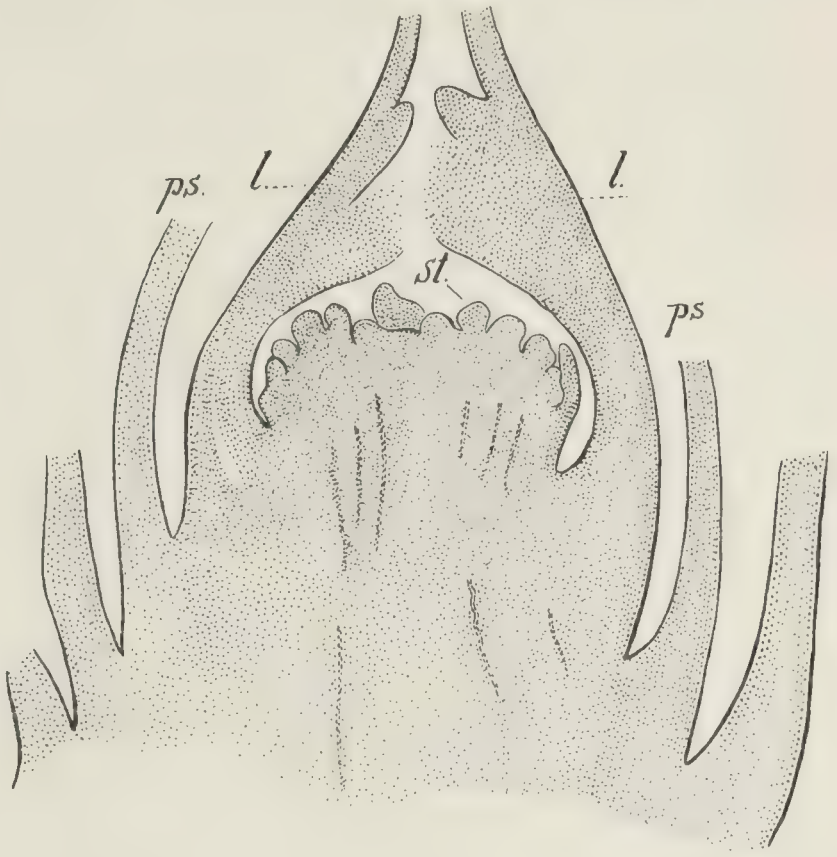


Fig. 30.

Fig. 29. Tiefer Querschnitt durch ein Ährchen von Ochlandra travancorica; die Lodiculae *l* verwachsen; in der Mitte die Staubblattröhre *str* mit 9 Leitbündeln, zum Teil mit dem Fruchtknoten verwachsen.

Fig. 30. Ochlandra travancorica; nicht ganz medianer Längsschnitt durch ein junges Ährchen mit 9 Staubblattanlagen *st* und den oben gespaltenen Lodiculae *l*.

artige Narben besitzen. Bei den untersuchten Griffeln war dies nicht der Fall, es kann aber kein Zweifel bestehen, daß es sich hier um eine nachträgliche Zerteilung handelt, denn stets zeigt sich der fadenförmige, in die Staubröhre eingeschlossene, auf dem Querschnitt zwei Leitbündel zeigende Griffel an der Stelle der Narben gedreht und fadenförmig endigend; dieses gedrehte Ende kann sich nun leicht in mehrere Teilstücke auflösen und keinesfalls entsprechen die scheinbaren

5—6 Narben etwa ebensovielen Fruchtblättern. Glumae sind 2—3 vorhanden, die Palea superior ist zweikielig, ein Achsenhöcker auf tiefer geführten Schnitten als der dargestellte Querschnitt stets sichtbar. Die Ährchen sind einblütig oder zweiblütig mit verkümmerter unterer Blüte. Bemerkenswert sind noch die drei zweispaltigen Lodiculae, die aus weitwandigem Parenchym bestehen und an der Basis vollständig miteinander verwachsen sind; man kann in ihnen manchmal mehrere schwache Leitbündel erkennen. Die Zahl der Antheren, deren Filamente zur Röhre verwachsen sind, kann sehr beträchtlich werden und steigt bis zu 120. Aber soweit sich diese Art dadurch scheinbar vom Gramineentypus entfernt, so läßt sie sich doch auf den hexameren Grundplan zurückführen; darauf weist schon die Neunzahl der Leitbündel der Staubröhre hin, vor allem aber die Analogie von

19. Oxythenanthera abyssinica.

Von dieser Art, dem sog. Reisbambus, stand mir nur getrocknetes Material aus Lindi in Deutsch-Ostafrika zu Gebote, auf das Herr Dr. Pilger im Berliner Herbar mich aufmerksam zu machen die Güte hatte. Oxythenanthera hat zweiblütige Ährchen. Bei der oberen Blüte sind nun die sechs Antheren zu einer langen Staubröhre verwachsen, in die der mediane Griffel vollständig eingeschlossen ist (Fig. 58), während die untere Blüte eine kurze Staubröhre und einen langen Griffel aufweist (Fig. 59). Es handelt sich bei dieser Heterostylie offenbar um bestimmte Korrelationen, denn die obere Blüte blüht eher auf und hat keine zweikielige Vorspelze, ist also wahrscheinlich echt terminal, die untere blüht später auf und besitzt eine stark zweikielige Palea superior.

Zum Schluss der speziellen Betrachtung sei noch angeführt die altertümlichste Grasgattung, die bis jetzt bekannt ist, nämlich Streptochaeta.

20. Streptochaeta.

Ein Querschnitt durch die Blüte von Streptochaeta (Textfig. 31) zeigt den Fruchtknoten wie bei den Bambuseen mit drei Leitbündeln versehen, sechs Staubblätter, drei gleichwertige Lodiculae, die aber nicht als Schwellkörper, sondern als innere Perigonblätter ausgebildet sind, alternierend mit den beiden hinteren Lodiculae und, der sonst zu einem Doppelblatt verwachsenen Palea superior entsprechend, zwei äußere Perigonblätter, endlich die Palea inferior in der normalen Stellung. Der von Goebel erbrachte Nachweis eines dritten supponierten äußeren Perigonblattes, dessen Vorhandensein Čelakovsky aus theoretischen Gründen an-

genommen hatte, darf als ein Triumph der entwicklungsgeschichtlichen Methode bezeichnet werden. Goebel fand durch Verfolgung der Entwicklungsgeschichte nicht nur das von Čelakovsky angenommene Achsenrudiment, sondern auch das supponierte hintere über die Palea inferior fallende Perigonblatt, das aber nicht über das Stadium der Anlage hinauskommt.

Daß die polymeren Gramieen einen frühzeitig von dem Urtypus abgeleiteten Seitenzweig darstellen und nicht etwa als die primitiven Formen zu betrachten sind, ergibt sich: 1. aus dem Vorkommen von sechs Staubblattrudimenten in den weiblichen Blüten von Pariana; 2. aus dem Vorhandensein von sechs Stamina in der zweifellos als phylogenetisch alt anerkannten Gattung Streptochaeta; 3. die ältesten, sicher zu den Gramineen gehörigen fossilen Reste aus dem Eocän haben bambusartigen Charakter. Demnach kann die Auffassung, daß die hexamere Grasblüte als Grundtypus zu betrachten ist, von dem die übrigen Vorkommnisse erst Ableitungen darstellen, kaum mehr Widerspruch finden.

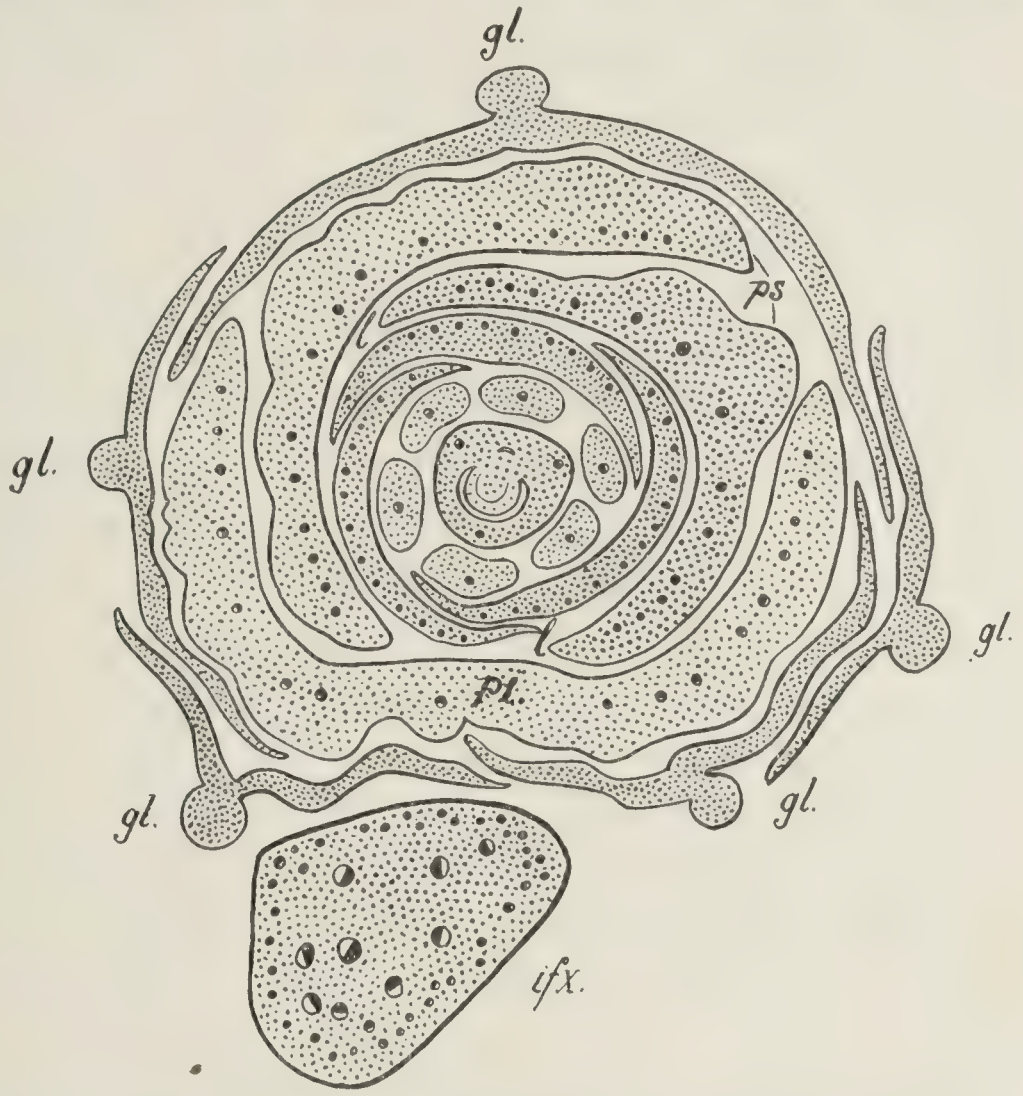


Fig. 31. Streptochaeta brasiliensis; *ifx* = Infloreszenzachse, *gl* = Glumae, *pi* Palea inferior, *ps* = Palea superior, *l* = Lodiculae.

II. Theoretischer Teil.

1. Lodiculae.

Die Lodiculae sind stets von der Mehrzahl der Morphologen für ein Perigon gehalten worden, dessen drittes Blatt abortiert ist. Kunth und Wigand hielten die Lodiculae für Nebenblätter, deren Hauptblatt

die Palea superior sei. Eine endgültige Lösung der Frage schien die Untersuchung Hackels zu bedeuten, der zufolge die hinteren Lodiculae die Seitenhälften eines mit der Vorspelze alternierenden Blattes sind, dessen Mittelstück selten zur Entwicklung gelangt, während die vordere Lodicula die Distichie der Vorspelze und der hinteren geteilten Lodicula fortsetzt; Hackel glaubte daher, die Lodiculae als Hochblattgebilde auffassen zu müssen, eine Anschauung, die auch unter den Morphologen z. B. von Schumann Zustimmung fand und heute noch in den meisten Lehr- und Handbüchern vorgetragen wird. Noch eine weitere Ansicht wird gegenwärtig und zwar von Schenck vertreten, daß nämlich die vorderen Abschnitte die Seitenteile eines medianen äußeren Perigonblattes, die hinteren dagegen, eventuell mit der dritten Lodicula, einem inneren Perigonkreis angehören.

Diese Ansichten sind aus folgenden Gründen nicht richtig: 1. Die hinteren Lodiculae sind nicht von Anfang an durch einen gleichzeitig entstehenden flachen Wulst miteinander verbunden, sondern entstehen stets getrennt als selbständige Blattbildungen; später können sie zuweilen unter sich oder mit der Palea superior verwachsen; 2. bei den Bambuseen finden sich drei nach Gestalt und Größe fast vollständig gleichartige Lodiculae, die mit dem ersten Staminalkreis alternieren; 3. bei Streptochaeta sind diese drei Blätter nach Gestalt und Größe vollständig gleich und als Perigon entwickelt; 4. Nees beobachtete bei Panicum viviparum, daß die drei Lodiculae die Metamorphose der Staubblätter mitmachen; 5. in der normalen Grasblüte kommt gelegentlich die bei Stipa und den Bambuseen stets ausgebildete dritte vordere Lodicula zur Entwicklung, während die eine hintere abortiert. Man wende gegen die Perigonnatur der Lodiculae nicht ein, daß die drei inneren Blätter bei Streptochaeta nur den Ansatz zu einer Perigonbildung darstellen; im Gegenteil sind diese zweifellos gegenüber dem normalen inneren dreizähligen Perigon der Monokodyledonen als eine Reduktion aufzufassen, die wohl durch die Einhüllung der Blüten durch die Palea inferior in die Wege geleitet wurde. Die Ausbildung der Lodiculae als Schwellkörper ist eine spätere Anpassung, die offenbar dadurch entstanden ist, daß durch die Verwachsung der ursprünglich aus zwei getrennten Blättern bestehenden Palea superior, wie wir sie noch bei Streptochaeta finden, die Blüte vollständig eingehüllt wird und jetzt durch die veränderten biologischen Verhältnisse das Perigon eine veränderte Funktion annimmt, indem es durch die Schwellung das Auseinanderspreizen der Spelzen und das Öffnen der Blüte bewirkt. Demnach kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die Lodiculae als

selbständige Blattbildungen und zwar als inneres Perigon aufzufassen sind. Ganz anderer Natur als die Lodiculae sind die Anhängsel der Deckspelze, wie sie am schönsten bei der Gattung Ichnanthus zu beobachten sind: hier handelt es sich um echte Stipularbildungen, die von Anfang an mit der Palea inferior verwachsen sind.

Was die Biologie der Lodiculae betrifft, so hat zuerst Hackel auf die plötzliche Anschwellung der Lodiculae zur Zeit des Aufblühens hingewiesen, aber wodurch diese kleinen Gebilde das starke Auseinandertreiben der harten, zum Teil stark kieselsäurehaltigen Spelzen bewirken, war bisher nicht genauer bekannt, und wie sehr man früher über die Funktion der Lodiculae im Unklaren war, beweist die Tatsache, daß sie der alte Sprengel als Saftdrüsen bezeichnete. Ich habe zur näheren Untersuchung die jederzeit leicht zu beschaffenden und relativ großen Lodiculae von Arundinaria Simonii benützt und darin zwar spärliche kleine runde Stärkekörner gefunden, aber bei der Prüfung auf Zucker gab weder die gröbere Methode mit Fehling'scher Lösung noch die empfindlichere mit Phenylhydrazin eine Reaktion; letzteres beweist, daß Zucker in größeren Mengen jedenfalls nicht vorhanden ist. Die stark auseinandertreibende Wirkung der Lodiculae aber wird klar aus dem Verhalten der Zellen in verschiedenprozentigen Salpetersäurelösungen; es trat nämlich stets in einer 8%igen Salpetersäurelösung eine deutlich wahrnehmbare Plasmolyse ein, so daß der Turgordruck, der hier wirkt, etwa 25 Atmosphären beträgt. Nach diesem Verhalten kann man dem Gedanken, der teilweise in der Literatur ausgesprochen wurde, daß die Lodiculae als Reservestoffbehälter für die sich entwickelnde Samenanlage dienen, nicht beistimmen.

2. Palea superior.

Seitdem die Verhältnisse bei Streptochaeta durch Goebel richtig erkannt wurden, kann es keinem Zweifel mehr unterliegen, daß die Palea superior das äußere Perigon der Gramineen darstellt, das in seiner ursprünglichen, dreizähligen, mit dem inneren Perigonkreis alternierenden Ausbildung bei Streptochaeta noch entwicklungsgeschichtlich nachweisbar ist. Schacht will dasselbe auch bei Triticum rigidum beobachtet haben, doch ergab die Nachprüfung bei anderen Triticum-Arten keinerlei Bestätigung dieser Angabe. Man kann folgende sich aneinander reihende Typen in der Ausbildung des äußeren Perigons bzw. der Palea superior unterscheiden: 1. die beiden der Palea superior entsprechenden äußeren Perigonblätter sind auch an der fertigen Blüte vollständig getrennt, das dritte hat rudimentären Charakter und kommt

nicht über das Stadium der Anlegung hinaus (Streptochaeta); 2. das dritte Perigonblatt ablastiert, die beiden vorderen entstehen aus getrennten Primordien, verwachsen aber später zur Palea superior (die Mehrzahl der Gramineen, wie Zea usw.); 3. die beiden Primordien der Palea superior entstehen als eine einheitliche Anlage (z. B. Anthoxanthum); 4. äußeres Perigon abortiert, nur das Rudiment einer Palea superior entwicklungsgeschichtlich nachweisbar, Blüten nackt (Alopecurus).

Außer Streptochaeta sind bis jetzt Gramineen, bei denen die Primordien der Palea superior auch im fertigen Zustand getrennt bleiben, nicht bekannt. Es wird zwar teilweise in der Literatur, namentlich von Behrens, von Triachyrum und Diachyrium behauptet, daß die Palea superior vollständig in zwei oder gar drei einkielige Stücke gespalten sei; demgegenüber kann ich auf Grund meiner Untersuchungen nur mit dem alten Nees sagen: „maturescente fructu valvula superior in duas partes finditur, quo fit, ut flosculus triphyllus ab incauto observatore dici possit".

3. Pistill.

Am umstrittensten ist in der Deutung von allen Organen der Grasblüte das Pistill. In den Lehrbüchern findet man allerdings fast stets unter dem Einflusse Eichler's und Engler's die Angabe, daß bei den Gramineen von Anfang an nur ein Karpell vorhanden ist, welches sich zum Pistill ausbildet. Dieser Ansicht, die zuerst von Schleiden ausgesprochen wurde, haben sich namentlich Payer und Hackel angeschlossen. Dagegen hat eine große Anzahl von Forschern und unter ihnen bedeutende Morphologen wie Doell, Roeper, Naegeli, Čelakovsky und Goebel das Gynäceum als trikarpellar aufgefaßt.

Daß letztere Theorie die richtigere ist, erhellt aus folgenden Gründen: 1. Die Entwicklungsgeschichte des Fruchtknotens zeigt, daß die mit einem Leitbündel versehenen Partien, die später zu den Narben werden, nicht erst nachträglich als seitliche stipulaartige Auswüchse an dem schon vorher differenzierten Fruchtknoten entstehen, analog einer dreiteiligen Deckspelze, sondern schon bei der ersten Anlage des Fruchtknotens ein bedeutendes Wachstum zeigen, das allerdings später noch erheblich gesteigert wird. 2. Die scheinbar einheitliche Entstehung kommt dadurch zustande, daß die beiden Fruchtblätter, die, um einen analogen Fall anzuführen, bei der Ranunculacee Garidella nigellastrum nur in ihrem unteren Teile miteinander vereinigt sind, bei den Gramineen vollständig zu einem Doppelblatt vereinigt sind, als welches die

zweigriffeligen Pistille der meisten Gramineen entstehen. 3. Das ursprüngliche ist aber die Entstehung aus einem Tripelblatt, als welches das Pistill der dreigriffeligen Gräser, wie Streptochaeta, der Bambuseen, usw. entsteht; alle drei Fruchtblätter entwickeln sich hier gleich stark. 4. Zwischen den drei- und zweigriffeligen Fruchtknoten vermitteln diejenigen, wo das dritte Fruchtblatt in der Entwicklung des oberen Teiles stark zurückbleibt und nur noch als kurzes Spitzchen ausgebildet ist (z. B. Brizopyrum); bei Oryza können an ein und derselben Pflanze dreigriffelige Pistille, sowie zweigriffelige mit rudimentärem hinterem Griffel vorkommen. 5. Den drei Fruchtblättern der dreigriffeligen Pistille entsprechen auf dem Fruchtknotenquerschnitt zwei laterale und ein dorsales Leitbündel; letzteres tritt in rudimentärer Form als letzter Rest des ursprünglichen dritten Fruchtblattes auch bei verschiedenen zweigriffeligen Gräsern auf (Hordeum, Asprella, Zea, Lygeum usw.). 6. Dieses dorsale Leitbündel, das oft nur zwei bis drei mit der Immersion sichtbare Gefäße enthält, liegt dem mit Spiralverdickung versehenen starken Leitbündel bzw. Leitbündelkomplex, an dem die Samenanlage inseriert ist, dem sog. Placentarleitbündel, gegenüber; Elda Walker hat beide Leitbündel miteinander konfundiert und daher geglaubt, das gewöhnlich verschwundene dritte Fruchtblatt müsse an der Insertion der Samenanlage stehen. 7. Eingriffelige Gramineen entsprechen nicht einem einzigen Karpell, sondern zwei Fruchtblättern (Nardus) bzw., wie aus dem Vorhandensein des dritten dorsalen Leitbündels hervorgeht, einem Tripelblatt (Anomochloa, Lygeum); die beiden lateralen Fruchtblattleitbündel konvergieren dabei stark nach der Verwachsungsstelle (Zea). 8. Die drei Fruchtblätter bzw. ihre Leitbündel stehen in regelmäßiger Alternation mit dem zweiten Staminalkreis und dem inneren Perigonkreis.

Diese Gründe führen zu der Ansicht, daß das Pistill der Gramineen aus dreizähliger Zusammensetzung entstanden ist; die drei ursprünglichen Karpiden vereinigten sich zu einem Tripelblatt, wobei frühzeitig die Neigung zu einem vollständigen Aufgehen des dritten Karpides in dem Tripelblatt auftrat und so die Entwicklung wie bei einem Doppelblatt vor sich geht (Textfig. 32).

Auch teratologische Fälle haben zum Teil zur unrichtigen Deutung des Pistills Anlaß gegeben.

Hier ist in erster Linie zu nennen die viel besprochene Monstrosität, die Nees von Esenbeck an Schoenodorus elatior beobachtet hat. Nees fand nämlich bei dieser Pflanze dreizählige Früchte und erblickte darin entgegen seinen früheren Ansichten eine besondere Stütze

für die Dreizahl der Karpelle. Nun ist aber dieser teratologische Fall zu weitergehenden Schlüssen so gut wie gar nicht verwertbar; denn die Stellung der drei Fruchtblätter widerspricht hier vollständig der normalen Anordnung, indem das dritte Fruchtblatt, das Nees hier entdeckt zu haben glaubte, der Palea superior zugekehrt ist und nicht, wie dies nach der Analogie der Monokotyledonen der Fall sein müßte, der Palea inferior. Die Abbildung von Nees und seine An-

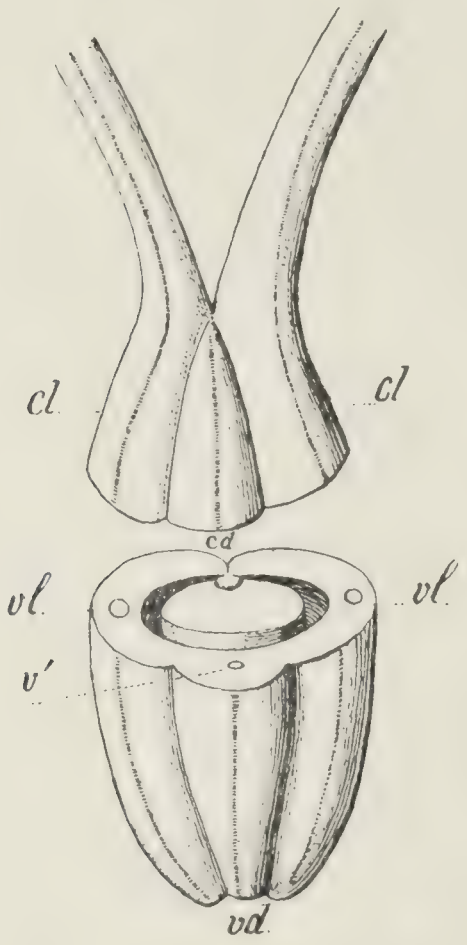


Fig. 32. Fruchtknotenschema für die Gramineen; *cl* = laterale Carpelle, *vl* die dazu gehörigen Leitbündel, *cd* = dorsales Carpell, *v'* = rudimentäres Leitbündel desselben.

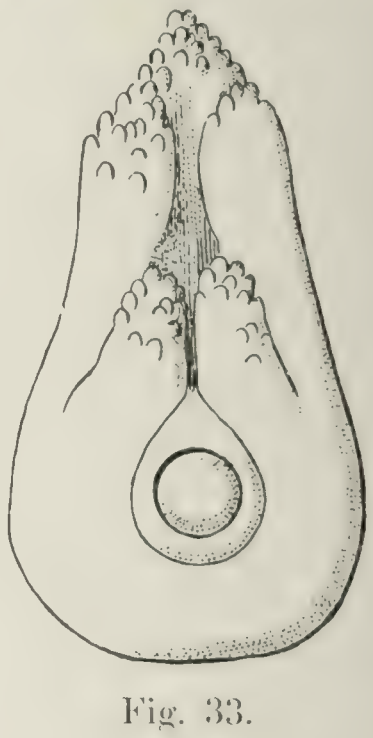


Fig. 33.

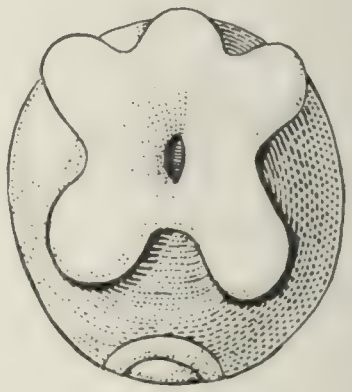


Fig. 34.

Fig. 33 u. 34. Fünfgriffeliges Pistill von Hordeum spec. (nach Schmalhausen), unten die Oberansicht.

gabe, daß jeder der 3 Höcker, welche die anormale Frucht zusammensetzten, einen besonderen Griffel mit 2 Narben trug, läßt keinen Zweifel darüber aufkommen, daß wir es hier lediglich mit einer vermehrten Fruchtknotenbildung zu tun haben, aus der Schlüsse für die morphologische Auffassung des Pistills nicht gezogen werden können. Die von Hackel bei Hierochloa australis beobachteten Zwitterblüten mit dreinarbigen Pistillen können, nachdem wir die Blüten von Hierochloa als pseudoterminal und gelegentlich trimer kennen gelernt haben, gleich-

lls nicht dazu benützt werden, um die Einheit des Karpells der ramineen zu stützen. Einen fünfgriffeligen Fruchtknoten bildet chmalhausen von Hordeum ab (Textfig. 33); hier ist aber die Fünfhl, wie aus der Obenansicht hervorgeht, wohl dadurch zustande gemmen, daß sich der Griffel des dritten hier ausnahmsweise entwickelten ruchtblattes in drei Teile gespalten hat und durch diese abnorme örderung eines sonst unterdrückten Gliedes die beiden vorderen Fruchtlätter mit ihren Narben im Wachstum etwas zurückblieben.

In der Zusammensetzung des Pistills zeigen die Gramineen ähnche Verhältnisse, wie die Lauraceen, deren Pistill auch von den meisten s nur aus einem Fruchtblatt bestehend gedeutet wurde, während irande neuerdings gezeigt hat, daß es deren 3 sind, von denen ch eines zum Griffel verlängert, während sich die beiden anderen hlgeschlagenen Karpelle an der Basis des einen Griffels erkennen ssen. Während aber bei den Lauraceen gelegentlich, wie dies Nees hon 1833 für Persea Meyeniana nachgewiesen hat, noch 2 Samenlagen auftreten, findet sich bei den Gramineen stets nur eine einzige, ich bei den primitivsten Formen, was beweist, daß schon die Urform r Gramineen nur eine Samenanlage besaß und die Verkümmerung r ursprünglich zweifellos vorhandenen beiden anderen Samenanlagen fenbar gleichzeitig erfolgte, als die Blüten in die Achsel von Spelzen rlegt wurden, wodurch eben diejenigen Veränderungen der ursprünghen Blüte entstanden sind, die den Gramineentypus ins Leben riefen.

4. Zur Phylogenie der Grasblüte.

Wie wir sahen, leitet sich die Urform der Gramineen offenbar n einer normalen entomophilen Monokotyledonenblüte mit drei Samenlagen ab. Wo diese hypothetische Stammform, aus der höchstwahrheinlich als parallele Entwicklungsreihen auch die Cyperaceen und ncaceen hervorgegangen sind, zu suchen ist, läßt sich nicht angeben, denfalls aber ist eine Ableitung der Gramineen von den Liliaceen ler von den Iridaceen, wie sie von Schumann angenommen wurde, cht wahrscheinlich, da die Iridaceen durch ihre spezialisierten, dem sektenbesuch angepaßten Blüten eine besondere Organisation zeigen. ie Entwicklung der Gramineen selbst läßt deutlich drei parallele eihen erkennen: 1. Blüten lateral, Perigon doppelt, inneres und äußeres erigon aus drei getrennten Blättern entstehend, Androeceum hexamer, arpelle drei; Streptochaeta ist ein derartiger phylogenetisch primitiver ypus; 2. von diesem haben sich zwei Hauptlinien abgezweigt: die olymeren, die aber mit der Entstehung der Getrenntgeschlechtigkeit

Morphogenetischer Stammbaum der Gramineen.

Formation	Typus	Art der Befruchtung	Stellung der Blüten	Perigon	Äußeres Perigon (Palea superior)	Inneres Perigon (Lodiculae)	Androeceum	Karpelle	Samenanlagen
Untere bis mittlere Kreide	Hypothetische Vorfahren der Gramineen	Entomophil	Lateral	Doppelt	Drei getrennte Blätter	Drei getrennte Blätter	Hexamer	3	3
	Streptochaetaartige Urform der Gramineen	Anemophil							1
Obere Kreide bis Eocän	Polymere; Monözische; Hexamere; Tetramere; Trimere; Dimere; Monomere		Auftreten der pseudoterminalen	Auftreten des einfachen	Ablast des dritten Blattes und spätere Verwachsung der beiden vorderen	Als Schwellkörper ausgebildet; das vordere Blatt abortiert, zuweilen auch alle	Polymer; hexamer bis tetramer	3—2	
Oligocän bis Rezent			Auftreten der terminalen	Auftreten nakter Blüten	Einheitliche Entstehung der beiden vorderen Blätter		Trimer bis monomer	2	

bald an die Grenze ihrer Entwicklung gelangten (Ochlandra, Pariana, Luziola) und die tetrameren, die sich gleichfalls nur spärlich entwikkelten; charakteristisch ist für diese Entwicklungsreihe, die gewissermaßen den Kampf zweier großer Entwicklungsreihen, der polymeren und hexameren bzw. reduzierten Gramineen darstellt, das Auftreten der pseudoterminalen Blütenstellung, im äußeren Perigon der Ablast des dritten Blattes und die spätere Verwachsung der beiden anderen zur Palea superior, im inneren Perigon die Ausbildung der Perigonblätter als Schwellkörper und der Abort des dritten Blattes bzw. des ganzen Kreises, das Schwanken der Karpellzahl zwischen drei und zwei. Die dritte große Entwicklungsreihe setzt gewaltig ein, mit der Entwicklung des trimeren Typus, aus dem rasch die dimeren und monomeren Blüten entstehen; das Auftreten der echten Terminalstellung, die Verschmelzung der zwei Primordien der Palea superior zu einer einheitlichen Anlage, das Auftreten nackter Blüten und das vorherrschende Vorhandensein nur zweier Karpelle sind die Hauptkennzeichen dieser letzten Entwicklungsreihe.

Fig. 35. Diagramm der Grasblüte nach der Ansicht des Verfassers. *ax* = Achsenende der Ährchenachse, *pi* = Palea inferior, *ps* = Palea superior = äußeres Perigon, *l* = Lodiculae = inneres Perigon, *st* äußerer Staubblattkreis, *st'* = innerer Staubblattkreis, *c* = laterale Carpelle, *c'* = dorsales Carpell. Die nicht persistierenden Teile punktiert gezeichnet.

Was das Alter der Gramineen anlangt, so wurde schon erwähnt, daß die ältesten im Eocän auftretenden Gräser bambusartigen Charakter haben, also der zweiten Gruppe der obigen Entwicklungsreihen entsprechen; daraus darf geschlossen werden, daß diese auch schon in der oberen Kreide vorhanden war, die erste Gruppe demnach in die untere oder mittlere Kreide zu verlegen wäre. Die dritte Entwicklungsreihe würde, da trimere Typen wie Panicum erst vom Oligocän an bekannt sind, in die Zeit vom Oligocän bis zur Gegenwart fallen. Bemerkenswert ist auch hier wieder die Tatsache, daß die nackten Blüten wie z. B. auch bei den Araceen und anderen Monokotyledonen durch Reduktion entstanden und die mit einem doppelten Perigon versehenen die ursprünglicheren sind (vgl. die Tabelle pag. 256).

5. Theorie der Grasblüte.

Blüte mit doppeltem Perigon: äußeres Perigon aus zwei selbstständigen Blättern — das dritte ist abortiert — entstehend, welche später zur Palea superior verschmelzen; inneres Perigon aus drei selbstständigen Blättern (Lodiculae) bestehend, von denen häufig das vordere abortiert ist. Zwei trimere Staubblattkreise, deren innerer bei einer größeren Gruppe ablastiert ist. Karpell durch Vereinigung dreier ursprünglich getrennter Blätter ein Tripelblatt bzw. bei vollständigem Aufgehen des dritten Fruchtblattes ein Doppelblatt (Textfig. 35).

III. Kulturversuche mit viviparen Gräsern.

Der erste, der umfassendere Versuche über die Erblichkeit viviparer Gräser anstellte, war Hunger. Dieser untersuchte Poa bulbosa und Poa alpina vivipara und sein Hauptergebnis, daß die Viviparie nicht in allen Fällen erblich sei, war interessant genug, um neue Experimente in dieser Richtung vorzunehmen. Die Ergebnisse, zu denen Hunger kam, sind kurz folgende: 1. bei Topfkultur wird die Viviparie der Bulbillen nicht vererbt; 2. aus den Samen normaler Pflanzen werden in der Topfkultur wieder samentragende Pflanzen; 3. die ganzen Pflanzenstöcke viviparer Gräser vererben in der Topfkultur die Viviparie. Nun waren aber diese Ergebnisse, wie Hunger auch selbst hervorhebt, insofern keine ganz eindeutigen, als von den in Töpfe verpflanzten Bulbillen der Poa alpina vivipara zwar die Mehrzahl fruchtbare Pflanzen ergab, in einem Falle aber die Viviparie trotz der Topfkultur vererbt wurde. Anderseits beobachtete Goebel bei einer im Rostocker Garten freikultivierten Poa bulbosa, daß von den von ihr abstammenden Infloreszenzbulbillen alle daraufhin beobachteten vivipare Individuen ergaben. Weitere Versuche, die auf Veranlassung Schroeters auf dem Versuchsfeld der Samenkontrollstation in Zürich und auf der Fürstenalp mit Poa alpina vivipara gemacht wurden, erwiesen die Erblichkeit der Infloreszenzbulbillen; aus den Bulbillen gingen immer wieder bulbillentragende Exemplare hervor. Dagegen kam Weinzierl zu dem Resultat, daß bei den Kulturen auf der Sandlingalpe bei Aussee die bulbillentragenden Individuen im Laufe der Jahre auch Früchte hervorbrachten. Von meinen eigenen Kulturversuchen, die mit zahlreichen viviparen Gräsern gemacht wurden, möchte ich folgende erwähnen.

1. Poa alpina und andere Poae.

Samen und Bulbillen, die von der Samenkontrollstation Zürich erhalten waren, wurden im freien Gartenland auf gut gedüngter Erde

kultiviert: sie blieben in der Tochter- und Enkelgeneration samenfest bzw. vererbten die Bulbillen die Viviparie und zwar sowohl im Münchener Garten als auch in dem Alpengarten am Schachen. Das gleiche war der Fall bei 12 Versuchspflanzen der Poa alpina vivipara von verschiedenen Standorten der bayerischen Alpen; auch diese blieben, unter normalen Verhältnissen kultiviert, konstant. Die auf dem freien Gartenland kultivierten Bulbillen dieser Pflanzen sowie derjenigen der Züricher Samenkontrollstation vererbten die vegetative Fortpflanzung stets.

Es wurden nun verschiedene Kulturen stark veränderten Bedingungen ausgesetzt und zwar Poa alpina vivipara vom Kramer (ca. 1800 m) bei Garmisch, die auf fettem, tiefgründigem und feuchtem Almboden gewachsen waren, wo den Pflanzen auch durch den durch das weidende Vieh niederfallenden Dünger ein hoher Gehalt an Stickstoff zu Gebote stand. Diese Pflanzen wurden nun in Töpfen auf einem sandigen und zugleich humusarmen Substrat trocken kultiviert, jedoch täglich begossen; als Substrat diente ein Gemisch von Quarzsand und zerstoßenem Schotterkies. Zur Kontrolle wurden Pflanzen von demselben Standort auf stark mit Rindermist versetzter Gartenerde kultiviert und den gleichen Bedingungen auch Bulbillen ausgesetzt. Die Pflanzen hatten am Kramer Anfang Juni geblüht bzw. gesproßt. Die in Töpfen kultivierten Exemplare blieben in der ersten Generation um einen Monat zurück, hatten aber auf dem sandig-kiesigen Boden die Viviparie vollständig aufgegeben und setzten später auch Samen an, allerdings in reduzierter Zahl. Auch die Zahl der Blüten in den Ährchen war geschwächt; während deren normal fünf bis zehn vorkommen, finden sich bei den aus den viviparen Formen gezüchteten samentragenden Formen nur fünf, seltener auch nur vier Blüten in den Ährchen. Die Kontrollversuche auf dem stickstoffreichen Substrat, die teilweise auch feuchter gehalten wurden, hatten die Viviparie sämtlich vererbt mit Ausnahme eines einzigen Exemplars, das trotz der Kultur auf stark gedüngtem Boden die Viviparie aufgab, also offenbar schon am Standort durch irgendwelche hemmende Faktoren beeinflußt war. Gegenüber den im Freiland kultivierten Pflanzen zeigten die Topfpflanzen eine etwas schwächlichere Entwicklung, sie waren also dadurch an sich schon gehemmt. Ebenso verhielten sich die Bulbillen, die von den betreffenden Pflanzen im Juli in Töpfen auf den beiden genannten Substraten (sandiger Kies und Rindermist) kultiviert wurden. Sie entwickelten sich bis im September zu schmächtigen Pflänzchen, die, soweit sie auf dem nährstoffarmen Substrat kultiviert wurden, normale Blütenstände trieben, deren Ährchen vier bis fünf Blüten enthielten, auf dem stickstoffreichen

Boden aber die Viviparie beibehielten. Die Bulbillen dieser Pflanzen entwickelten sich, auf freiem Gartenland unter günstigen Bedingungen kultiviert, zu üppigen viviparen Stöcken. Poa alpina vivipara im blauen und roten Häuschen kultiviert, gediehen nicht weiter, sondern zeigten durch Horstbildung denselben Schutz, den die Pflanzen gegen Austrocknung zur Verfügung haben, es ist also, wenn auch die Anpassung der Poa alpina vivipara an verschiedene Lichtintensitäten, wie die Beobachtung in der freien Natur lehrt, ziemlich groß ist, doch kein bestimmtes Lichtquantum bei dieser vegetativen Vermehrung notwendig. Dagegen gelang es nicht, eine Poa alpina seminifera durch irgendwelche Kulturbedingungen, wie Feuchtkultur, Zufuhr von Stickstoff oder Phosphatdüngung, in eine Vivipara zu verwandeln, sondern was durch Änderung der Kulturbedingungen erzielt wurde, waren nur Rückschläge der viviparen zur samentragenden Form, die auch in günstigen Kulturbedingungen die normale Fortpflanzung beibehielt.

Auch bei Poa annua, von der in der Literatur von Master's Viviparie angegeben wird, gelang es nicht, durch Mistdüngung, Phosphatbehandlung und Feuchtkultur Viviparie zu erzeugen. Besonders die Phosphatdüngung, die durch Behandlung einiger Pflanzen mit von der Crone'scher Nährlösung versucht wurde, hatte keinen günstigen Einfluß auf Poa annua: die Rispen wurden lockerer, die Pflanzen grüner und das Wachstum gehemmt, die vegetative Entwicklung nicht im geringsten gefördert und die im Warmhaus unter den gleichen Bedingungen sehr feucht kultivierten Pflanzen nahmen etwa die Form an, die Ascherson als Var. aquatica bezeichnet hat. Es ist noch zu bemerken, daß Poa annua nicht, wie ihr Name sagt, einjährig ist, sondern das ganze Jahr hindurch blüht; der Halm bildet nach dem Verblühen ein bis mehrere Zweige, die bald zur Blüte kommen, so daß sich Poa annua wie ein perennierendes Gras verhält.

Bei Poa bulbosa ist meist die bulbillentragende Form die häufigere. Ich kultivierte vivipare Poa bulbosa von Sandboden aus Kulmbach in Töpfen auf gut gedüngtem Boden und auf trockenem Kiesschotter; im ersteren Falle blieb die Pflanze vivipar, im letzteren nicht. Von Goebel in Orvieto 1906 gesammelte Poa bulbosa blieb, auf dem nährstoffreichen Substrat im Topf kultiviert, seitdem vivipar.

2. Dactylis glomerata.

Vivipare Dactylis glomerata findet sich als Begleitpflanze der biologisch-merkwürdigen Pflanzenformation am Ufer des Bodensees bei Wasserburg, die von Schroeter und Kirchner als Grenzflora be-

zeichnet wurde; es ist dies die schmale Zone zwischen mittlerem Niederwasser- und Hochwasserstand, die alljährlich überschwemmt und täglich von den anspritzenden Wogen überflutet wird. Von anderen Gräsern findet man dort Agrostis alba, Poa alpina und Aira caespitosa var. rhenana, und zwar sämtliche vivipar. Was die Erblichkeit dieser viviparen Gräser betrifft, so behielten die auf dem Felde der Samenkontrollstation Zürich kultivierten Arten allerdings die Viviparie bei, aber die Pflanzen wurden nicht irgendwelchen extremen Bedingungen ausgesetzt. Ich kultivierte diese Arten in Töpfen, und zwar auf zerstoßenem, nur wenig mit Erde versetztem Kiesschotter und auf einem Gemisch von Lehm und Mist. Auf ersterem Substrat gaben Dactylis glomerata und Poa alpina vivipara schon im ersten Jahre die Viviparie auf und kamen Anfang Juni zur Blüte, auf dem nährstoffreichen Boden dagegen blieben sie vivipar.

3. Phleum pratense.

Eine vivipare Form wurde zwischen Trudering und Haching östlich von München auf einem stark lehmhaltigen, durch die Ableitung des Münchener Leitungswassers in den Hachinger Bach zeitweise überschwemmten Boden seit 1899 beobachtet, wo sie im Herbst, in den Monaten September bis Oktober, zur Entwicklung kommt. Die im September 1906 gesammelten viviparen Pflanzen wurden in große Töpfe eingepflanzt, und zwar in den Originalboden, dem nur wenig Pferdemist beigemengt wurde. Sie kamen im September 1907 zum Blühen und hatten sämtlich die Viviparie vererbt. Jetzt wurde das Substrat gewechselt und das Phleum ohne Zusatz von Dünger in einem Gemisch von Heideerde und Quarzsand kultiviert, jedoch regelmäßig gegossen. Auf diesem Substrat kam das Phleum Anfang Juli 1908 zur Blüte und hatte die Viviparie vollständig aufgegeben. Keimfähige Samen wurden freilich nur wenige angesetzt und die ausgesäten kamen nicht zur Keimung. Ich wollte nun die so entstandene samentragende Form wieder in die vivipare umwandeln und kultivierte sie zu diesem Zweck auf Lehmboden, wobei der Topf in seiner halben Höhe in dem Bassin des Victoria regia-Hauses stand; dies war aber offenbar zu viel Feuchtigkeit für die Pflanze, denn sie zeigte deutlich ein gehemmtes Wachstum und ging im Frühjahr 1909 ganz ein.

4. Festuca ovina.

Eine von Goebel 1905 in Norwegen gesammelte Festuca ovina vivipara behielt, in Töpfen kultiviert, auf günstigem Nährboden die Viviparie seitdem bei, ebenso die auf dem gleichen Substrat kultivierten Bulbillen.

Allgemeines über die viviparen Gräser.

Was ich durch Änderung der Kulturbedingungen, Kultur auf stickstoffarmen und trockenen Substraten bei den viviparen Gräsern und ihren Bulbillen sowohl in der Topfkultur als auf dem freien Lande erzielte, sind nur Rückschläge der viviparen zur samentragenden Form; auch bei der Topfkultur kommt es nur auf die Kulturbedingungen an, die Topfkultur an sich veranlaßt noch nicht, wie Hunger anzunehmen geneigt war, das Aufgeben der Viviparie. Man muß daher Schroeter beistimmen, wenn er sagt, die bulbillentragenden Formen seien erbliche und mehr oder weniger konstante Mutationen, sogenannte Zwischenrassen im de Vries'schen Sinne. Wir können uns diese Mutationen in der sogenannten Prämutationsperiode ursprünglich entstanden denken in Anpassung an eine sehr günstige physikalische Bodenbeschaffenheit, speziell reichliche Stickstoffzufuhr verbunden mit starker Feuchtigkeit, die durch den Boden aufgespeichert wird. Für diese Hypothese sprechen folgende Gründe: 1. durch Kultur auf stickstoffarmen und trockenen Substraten wird die Viviparie unterdrückt und es treten Rückschläge zur samentragenden Form ein; 2. die gelegentlich vivipar beobachteten Gräser wachsen fast stets an sehr feuchten oder überfluteten Stellen, die viviparen Poen namentlich auf gedüngten, reich bewässerten Mähewiesen; 3. je mehr sich die jährlich überflutete Grenzzone des Bodensees der terrestren nähert, um so häufiger werden die samentragenden Formen. Dagegen scheinen die Jahreszeit und die klimatischen Faktoren nicht von Einfluß auf die Viviparie zu sein. Denn die Tatsache, daß bei dem angeführten Phleum pratense die viviparen Pflanzen am Standort stets erst im September und Oktober zu sprossen beginnen, ist offenbar eine durch die periodische Überschwemmung bedingte Hemmungserscheinung, die auch in der Kultur, wo die Pflanze schon im Juli sproßte, bzw. blühte, aufgegeben wurde. Was die klimatischen Faktoren betrifft, so steigt die Poa alpina vivipara in den Alpen, soweit mir bekannt, nicht höher als die Seminifera und wenn in Grönland die vivipare Form häufiger sein soll, so ist nicht zu vergessen, daß in Grönland noch unter 60° warme Quellen vorkommen; vor allem aber müßte dann bei den nie auf höheren Gebirgen vorkommenden viviparen Gräsern wie Poa bulbosa die Viviparie durch ganz andere Faktoren bedingt sein und daß eine derartige Erscheinung durch wesentlich differente Faktoren bedingt sein soll, ist nicht sehr wahrscheinlich. Daraus geht aber auch hervor, daß die Viviparie nicht ein bei der kurzen Vegetationsperiode der Hochalpen die Art erhaltendes nützliches Speziesmerkmal

darstellt; nützlich wird dagegen diese vegetative Fortpflanzung für die an periodisch überschwemmten Stellen wachsenden Gräser, wo sich die samentragenden Formen nicht halten könnten und das Fortbestehen der Art in Frage gestellt wäre.

Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß unter den viviparen Mutationsformen der Gräser — es sind deren etwa 20 bekannt — drei verschiedene Abstufungen zu konstatieren sind: Nur gelegentlich vivipar auftretende Formen wie z. B. Phleum; 2. vivipare und samentragende Mutation in annähernd gleicher Verteilung, wobei natürlich je nach dem Standort auch die eine Form überwiegen kann; Beispiel Poa alpina; 3. allgemeines starkes Dominieren der viviparen Form, wie dies bei Poa bulbosa der Fall ist. Letzteres hängt offenbar damit zusammen, daß die Pflanze in der zwiebelartigen Bildung am Grunde der Achse ein Reservestoffmaterial besitzt, das z. B. der Poa alpina fehlt, und daher auf trockenen und nährstoffarmen Substraten noch nicht auch zur Aufgabe der vegetativen Vermehrung gezwungen wird.

Zusammenfassung.

1. Die sog. Hüllspelzen von Hordeum und verwandten Gattungen sind die Hälften der unteren Gluma.

2. Die lateralen Blüten sind durch reihenweise Übergänge mit den terminalen verbunden.

3. Die Änderungen der Grasblüte sind nicht durch Kontakt bedingt.

4. Die Lodiculae sind selbständige Blattbildungen und stellen das innere Perigon dar.

5. Das äußere Perigon ist die Palea superior.

6. Der Urtypus der Gramineen ist hexamer und entspricht dem Grundplan der Monokotyledonen; die polymeren Gräser sind Ableitungen dieses Typus.

7. Der dimere Typus ist durch Ablast des zweiten Staminalkreises und Abort eines der vorderen Blätter des ersten Kreises entstanden.

8. Das Pistill der Gramineen ist trikarpellar; es ist durch Vereinigung dreier ursprünglich getrennter Blätter ein Tripelblatt, bzw. bei vollständigem Aufgehen des dritten Fruchtblattes ein Doppelblatt.

9. Die viviparen Gräser sind erbliche, mehr oder minder konstante Mutationen, sog. Zwischenrassen.

10. Bei Kultur auf stickstoffarmen und trockenen Substraten treten Rückschläge der viviparen Formen zu den samentragenden ein.

Literatur.

Ascherson und Graebner, Synopsis, II, 1, 1898.

Behrens, Notiz zur Kenntnis der Grasblüte. Bot. Zeitung 1877, XXXV.

Brongniart, Description d'un nouveau genre de graminées du Brésil. Ann. sc. nat. 1851, XVI, 3. sér.

Čelakovsky, Über den Ährchenbau der brasilianischen Grasgattung Streptochaeta Schrad. Sitzungsber. K. Böhm. Ges. d. Wiss. 1889.

Ders., Das Reduktionsgesetz der Blüten. l. c. 1894.

Doell, Untersuchungen über den Bau der Grasblüte. Jahresbericht Mannheimer Ver. f. Naturk. 1868, XXXIV und 1870, XXXVI.

Eichler, Blütendiagramme, I, 1875 und Nachtrag, II, 1878.

Engler, Die systematische Anordnung der monocotyledoneen Angiospermen. Abh. K. Preuß. Akad. 1892.

Gamble, The Bambuseae of British India 1896.

Goebel, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte einiger Infloreszenzen. Pringsh. Jahrb. 1883, XIV.

Goebel
Ders., Ein Beitrag zur Morphologie der Gräser. Flora 1895, Ergänzungsband.

Hackel, Über das Aufblühen der Gräser. Bot. Zeitung 1880, XXXIII.

Ders., Untersuchungen über die Lodiculae der Gräser. Engler's Jahrb. 1880, I.

Ders., Zwei Bildungsabweichungen am Pistill von Gräsern. Bot. Zentralbl. 1881.

Ders., Gramineae in Engler und Prantl. Nat. Pflanzenfam. 1887, II, 2.

Hochstetter, Die Graspflanze. Württemb. naturwissenschaftl. Jahresh. 1847 und 1848.

Ders., Nachträglicher Kommentar zu obiger Abhandlung. Flora 1848.

Hunger, Über einige vivipare Pflanzen. Rostocker Dissertation 1887.

Koernicke, Die Gattung Hordeum in bezug auf ihre Klappen und auf ihre systematische Stellung zu Elymus. Flora 1883.

Lermer und Holzner, Beiträge zur Kenntnis der Gerste 1888.

Nägeli, Über die Grasblüte (zur Kritik Roepers) in Schleiden und Nägeli, Zeitschr. f. wissenschaftl. Botanik 1846.

Nees von Esenbeck, Etwas über die Anlage einer dreizähligen Frucht bei den Gräsern. Linnaea 1830, V.

Ders., Über die Bedeutung der Schüppchen in der Grasblüte. l. c. 1833, VIII.

Payer, Traité d'Organogénie de la fleur 1857.

Roeper, Zur Flora Mecklenburgs 1844, II.

Rowlee, The morphological significance of the lodiculaes of grass. Bot. Gaz. 1898, XXV.

Schenck, Untersuchungen des Baues der Grasblüte. Verhandl. naturwissenschaftl. Ver. Preuß. Rheinlande 1867, XXIV.

Ders., Über die sog. Hüllspelzen und Elymus. Engler's Jahrb. 1907, XL.

Schmalhausen, Über die Grasinfloreszenzen (russisch).

Schroeter und Kirchner, Die Vegetationsverhältnisse des Bodensees 1902, II.

Schroeter, Das Pflanzenleben der Alpen 1906, 3. Lief.

Schumann, Blütenanschluß 1890.

Wakker, Viviparie bij grassen. Nederl. kruidk. Arch. 1891, V.

Walker, On the structure of the pistills of some grasses. Dissertat. der Univ. Nebraska.

Wigand, Beiträge zur Morphologie der Grasblüte aus deren Entwicklungsgeschichte in Botanische Untersuchungen 1854.

Tafelerklärung.

Fig. 1—9. **Hordeum distichum.**

Fig. 1. Dorsiventrale Anlage der Infloreszenz.

Fig. 2. Anlage des Ährchenkomplexes mit den Halbwülsten *d*, aus denen sich später Haupt- und Seitenährchen abgliedern.

Fig. 3. Primordien der Seitenährchen *s*.

Fig. 4. Anlage der Hüllspelzen *h*.

Fig. 5. Anlage der Palea inferior *pi*, der Palea superior bezw. ihrer Teilprimordien *ps* und der stamina *st*.

Fig. 6. Weiter entwickelte Infloreszenz mit den Seitenährchen; *fr* = Fruchtknoten, *Ar* = verkümmertes Ährchen; *Ar'* Seitenährchen des verkümmerten Ährchens.

Fig. 7. Hauptährchen mit dem Achsenhöcker *ax*, der Palea superior *ps* und den Staubblättern *st* von oben, die Hüllspelzen wegpräpariert.

Fig. 8 u. 9. Getrennte Anlage der Lodiculae *l*.

Fig. 10. Abgetrenntes Primordium eines Drillings von **Hordeum bulbosum;** *h* die einheitliche, den Hüllspelzen entsprechende Abgliederung.

Fig. 11. Weiter entwickelter Drilling von **Hordeum bulbosum;** Anlage der Hüllspelzen *h'* in den Seitenährchen, *h* seitliche Hälften der den sog. Hüllspelzen entsprechenden einheitlichen Gluma, *m* Mittelstück, das sich später häutig entwickelt.

Fig. 12. Hauptährchen von **Hordeum bulbosum** mit den getrennten Lodiculae *l* von oben gesehen; *h* = Hüllspelzen, hier durch Zerreißung des Mittelstückes vollständig getrennt, *ax* = Achsenhöcker.

Fig. 13. Hauptährchen von **Hordeum distichum** mit dem Achsenhöcker *ax* von vorne; Lodiculae noch nicht angelegt.

Fig. 14. Weiter entwickelter Ährchendrilling von vorne; Bezeichnungen wie oben, die mit ' bezeichneten Organe beziehen sich auf die Seitenährchen.

Fig. 15. Gipfel der Infloreszenz von der Seite; *gl r* = rudimentäre Gluma; *ps* = Palea superior.

Fig. 16. Desgleichen in einem weiter entwickelten Stadium; die Ausbildung eines Endährchens unterbleibt.

Fig. 17—19. Entwicklung der Seitenährchen; *v* = Vegetationspunkt; *h* = Hüllspelzen, *pi* = Palea inferior.

Fig. 20. Weiter entwickeltes Seitenährchen mit einer rudimentären Braktee *br*.

Fig. 21. **Oropetium Thomaeum;** *h* = untere äußere Gluma ungeteilt.

Fig. 22—24. **Elymus (Asprella) hystrix.**

Fig. 22. Endährchen; Glumae in normaler Stellung: *gl i* = untere Gluma, *gl s* = Rudiment der oberen Gluma.

Fig. 23. Dasselbe Endährchen von hinten gesehen.

Fig. 24. Seitenährchen mit den Hüllspelzen *h*.

Fig. 25—27. **Leymus (Elymus) arenarius.**

Fig. 25. Die Glumae *gl* in der normalen lateralen Stellung, aber mit starker Konvergenz nach vorne; Endährchen mit dem Rudiment einer axillären Sprossung *sp*.

Fig. 26. Seitenährchen von vorne.

Fig. 27. Dasselbe Ährchen von hinten.

Fig. 28—33. **Zea mays.**

Fig. 28 u. 29. Anlage und Entwicklung der zweiten unteren Blüte *fl* 2.

Fig. 30. Anlage der Palea superior *ps* in zwei weit voneinander getrennten Primordien *ps*; in der unteren Blüte *l* = Lodiculae.

Fig. 31. Anlage des dritten Staubblattes.

Fig. 32. Annäherung der beiden getrennt entstehenden Lodiculae *l*.

Fig. 33. Verschmelzung der beiden gegen einander wachsenden Teilprimordien der Palea superior *ps*.

Fig. 34—35. **Setaria viridis.**

Fig. 34. *fl* 2 = Primordium der unteren verkümmernden ♂ Blüte; kein Achsenhöcker sichtbar.

Fig. 35. Eine Blüte mit deutlichem Achsenhöcker von oben.

Fig. 36. **Setaria italica;** *fl* 2 = Anlage der unteren Blüte, *ax* = Achsenrudiment, *b* = Borsten, *f* = fertiles Ende einer Achse zweiter Ordnung.

Fig. 37—39. **Paspalum distichum.**

Fig. 37. *gl* die beiden Gluma, von denen die eine kleinere von der anderen eingeschlossen wird.

Fig. 38 u. 39. Blüten in zwei verschiedenen Stadien von oben gesehen; kein Achsenende sichtbar.

Fig. 40. **Panicum sanguinale;** Blüten von oben, die getrennte Anlage der Lodiculae zeigend.

Fig. 41. **Pennisetum verticillatum;** *fl* 2 = untere Blüte, *f* = fertile Enden der Achsen zweiter Ordnung; *b* = Borsten.

Fig. 42—43. **Alopecurus geniculatus.**

Fig. 42—43. Dorsiventral-zweizeilige Anlage der Infloreszenz in zwei verschiedenen Entwicklungsstadien.

Fig. 44. Blüte von **Melica altissima** mit den nahe aneinander liegenden, aber getrennten Lodiculae *l*.

Fig. 45—50. **Hierochloa australis.**

Fig. 45—46. Dimere Endblüten mit verschiedener Ausbildung des Achsenendes *ax*.

Fig. 47. Trimere Endblüte mit Achsenhöcker *ax*.

Fig. 48. Endblüte mit Achsenhöcker, dimer, Seitenblüten normal.

Fig. 49 u. 50. *ax* und *flax* = rudimentäre Blüten an dem Achsenrudiment.

Fig. 51—52. **Phippsia algida.**

Fig. 51. *h* = Hüllspelzen, *ax* = Achsenrudiment; auch das dritte hintere Staubblatt ist entwickelt.

Fig. 52. Ein ähnliches Ährchen von hinten.

Fig. 52. **Coleanthus subtilis;** zwei Stamina *st*, kein Achsenhöcker keine Glumae.

Fig. 54—56. **Phalaris canariensis.**

Fig. 54. *ax* = nicht zur Blütenbildung verbrauchtes Stück des Vegetationspunktes, das aber später nicht mehr sichtbar ist.

Fig. 55. Scheinbar terminale Blüte mit unsymmetrischem Vegetationspunkt.

Fig. 56. Blüte von oben mit ausnahmsweise entwickelter dritter Lodicula *l* 3; die eine der beiden hinteren Lodiculae abortiert.

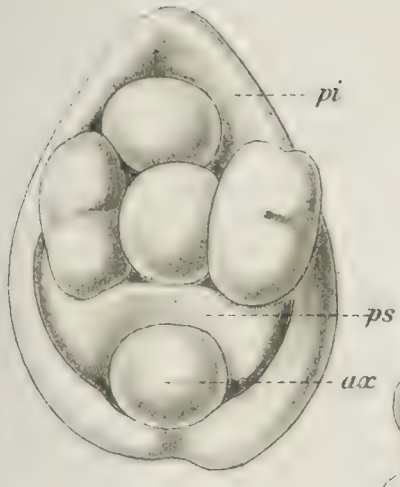
Fig. 57. **Maillea crypsoides;** dimere Terminalblüte, *l* = die eine der beiden hinteren Lodiculae, die andere ist abortiert.

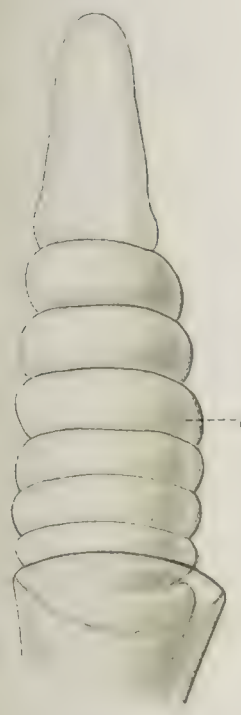
Fig. 58—59. **Oxythenanthera abyssinica.**

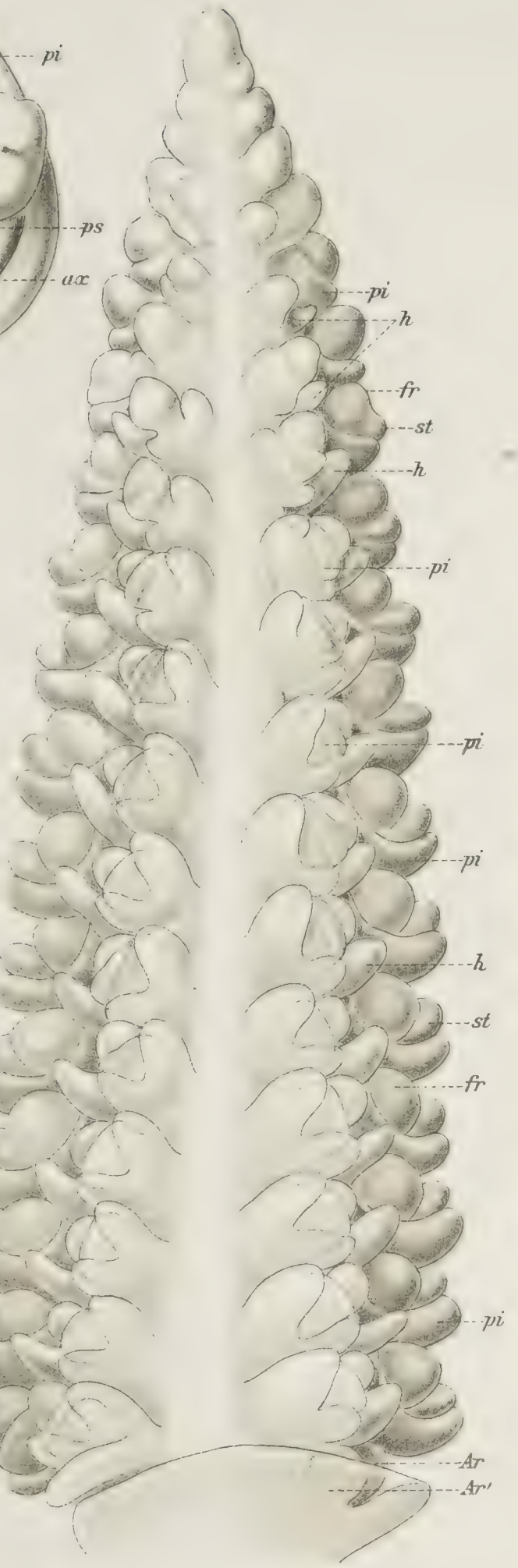
Fig. 58. Staubblattröhre *t* der oberen Blüte: Griffel *gr* völlig eingeschlossen.

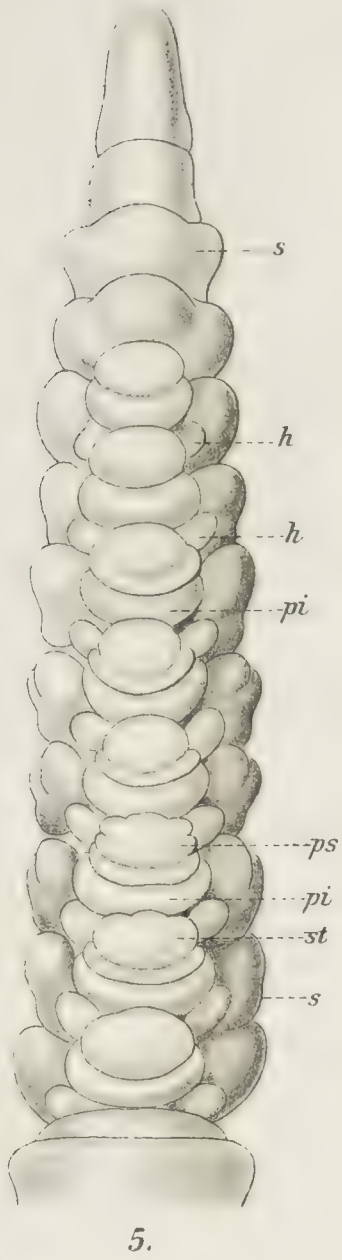
Fig. 59. Desgleichen von der unteren Blüte mit kurzer Staubblattröhre *t* und langem Griffel *gr*.

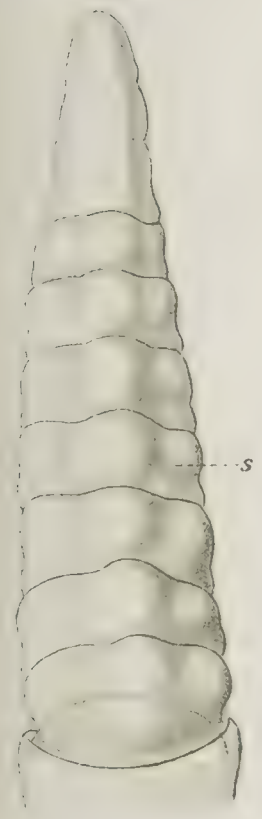
Künstlerische Ausführung sämtlicher Zeichnungen von Dr. G. Dunzinger, München.

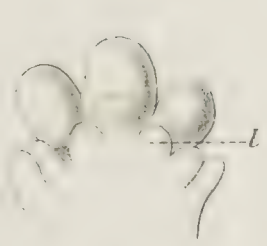


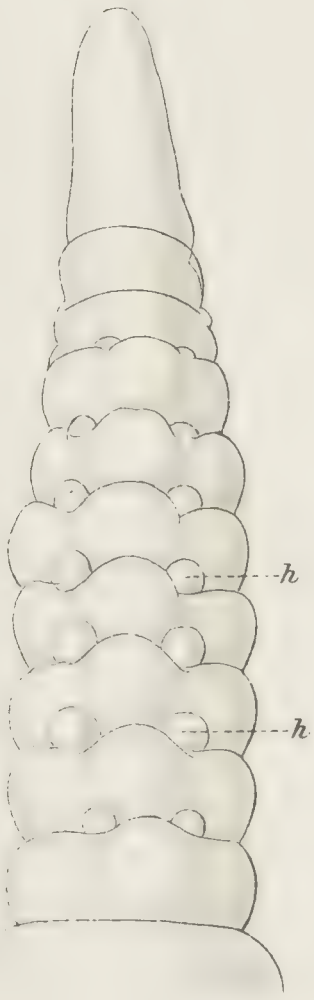








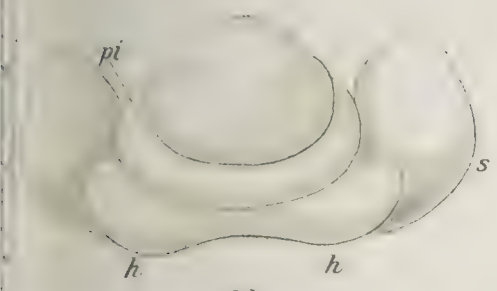




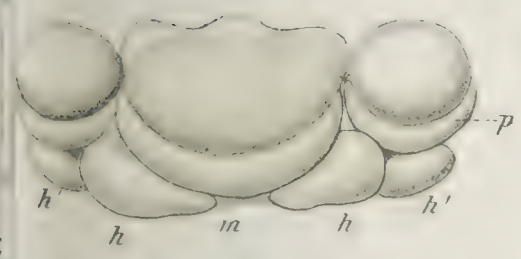
Schuster. del.

E. Loue, Lith. Inst. Berlin S.

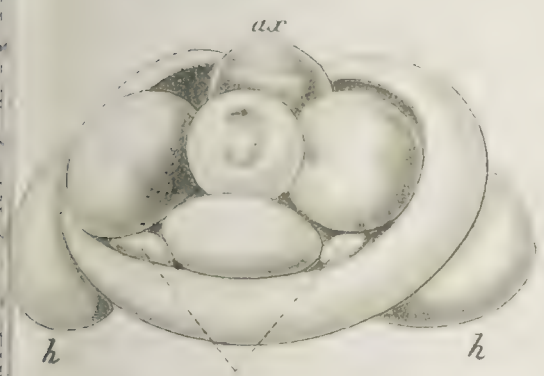
Verlag von Gustav Fischer in Jena.



10.

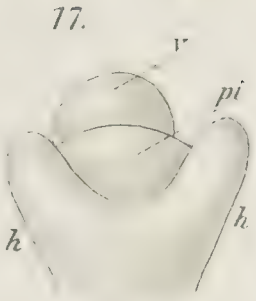


11

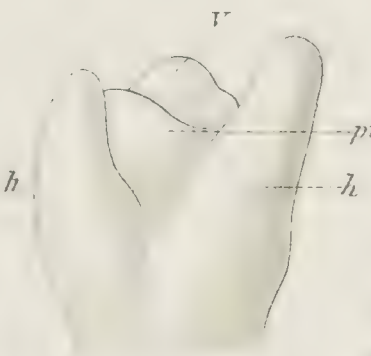


12.

17.

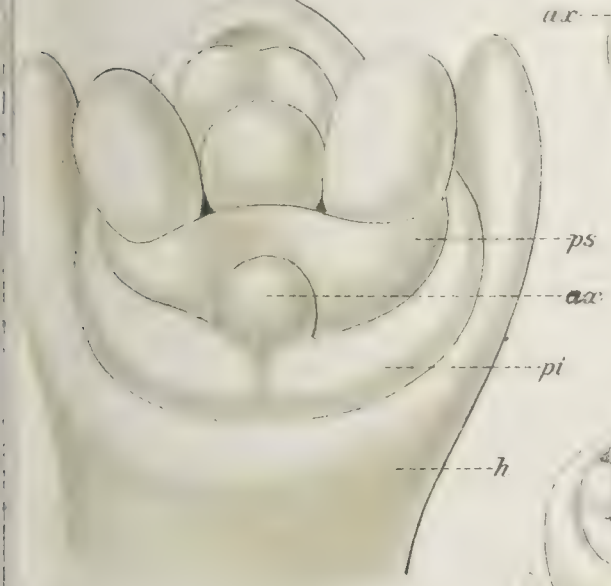


18.

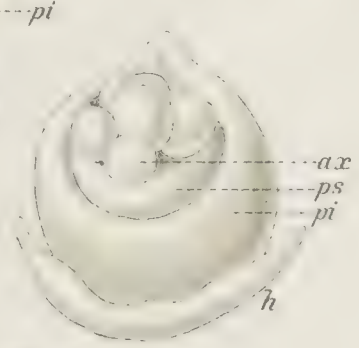


19.

20.

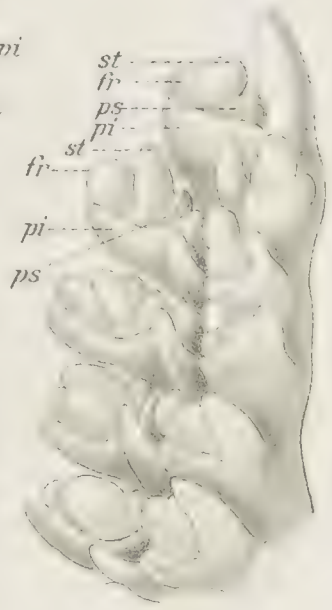


13.

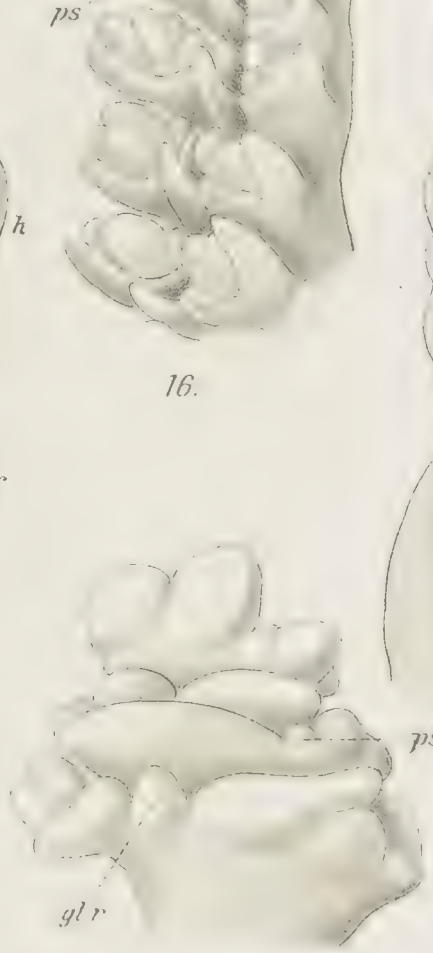


21.

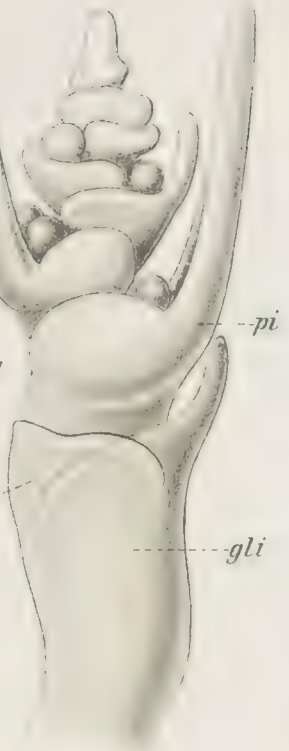
14.



16.

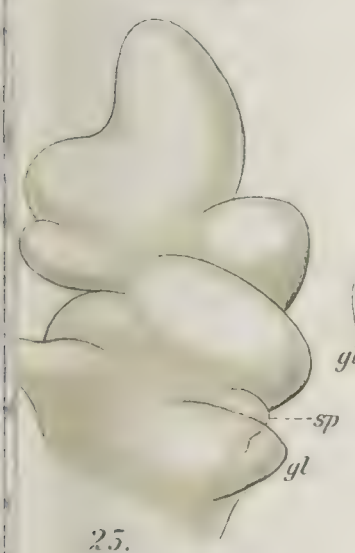


15.



22.

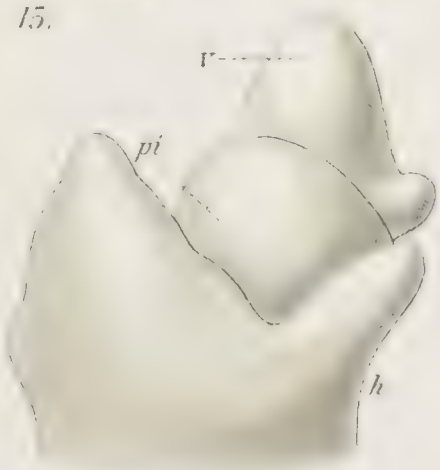
23.



25.

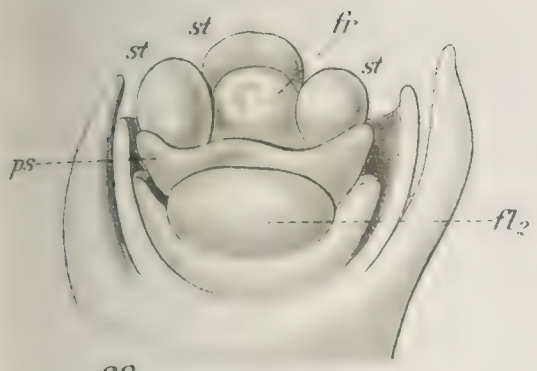
26.

27.

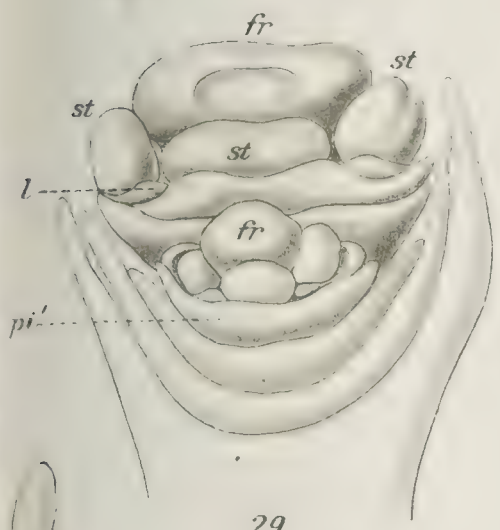


24.

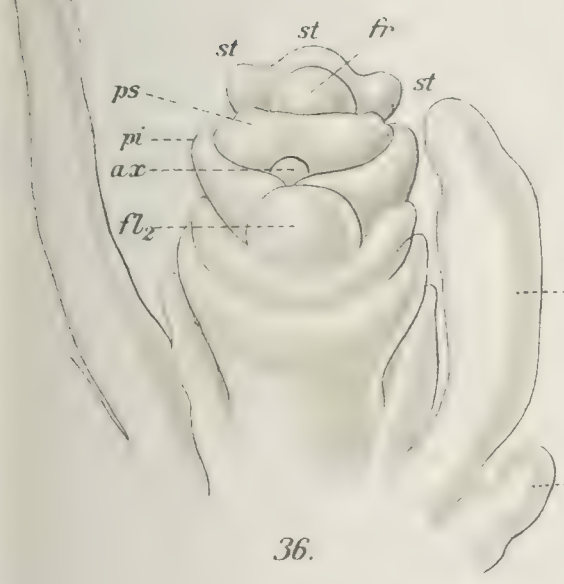
Verlag von Gustav Fischer in Jena



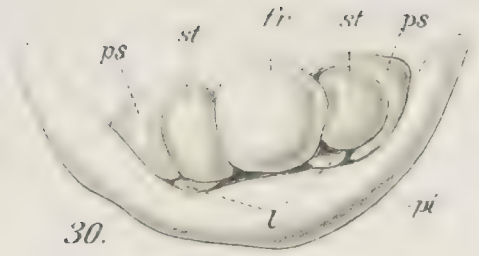
28



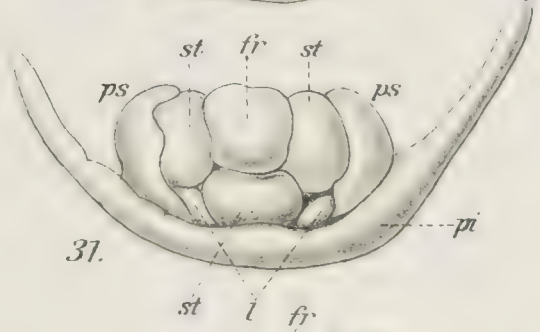
29.



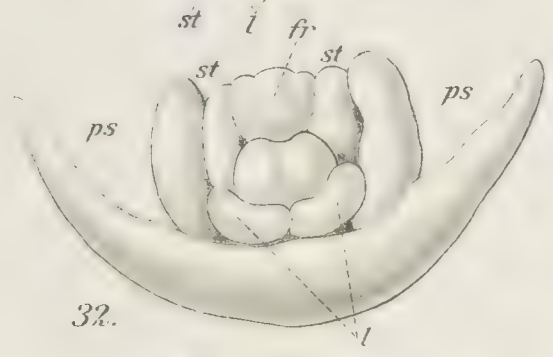
36.



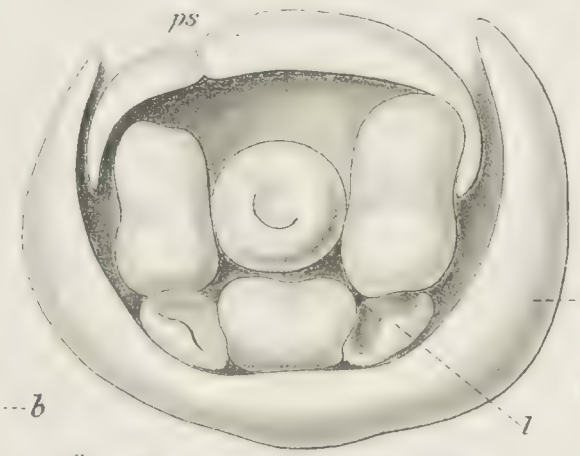
30.



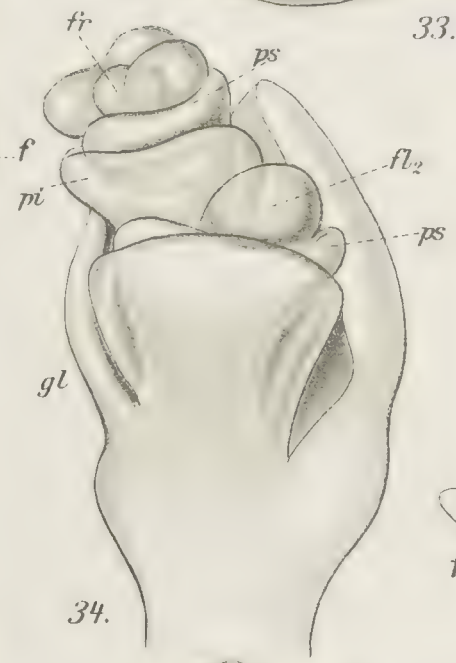
31.



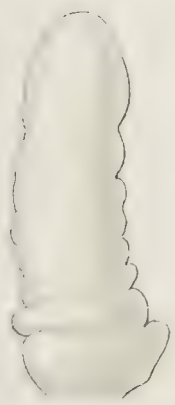
32.



33.

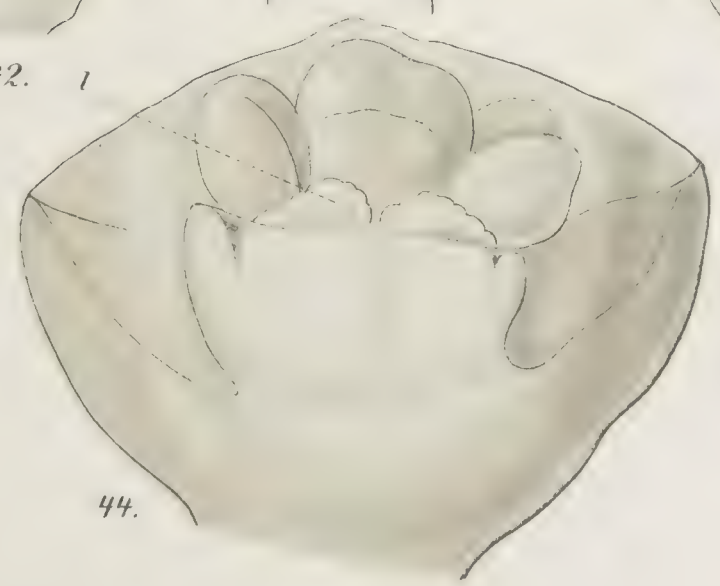


34.

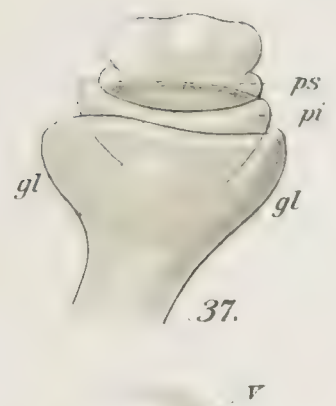


42. l

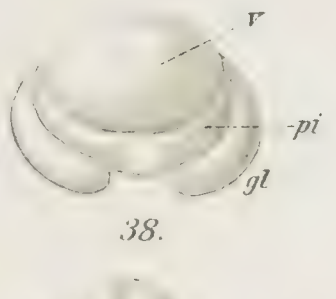
43.



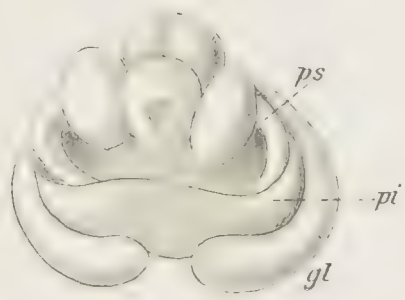
44.



37.



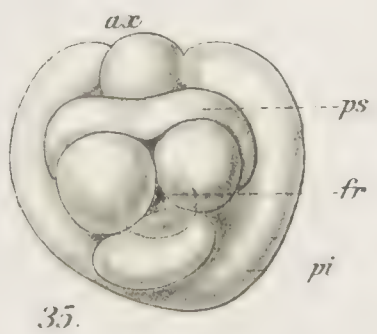
38.



39.

40.

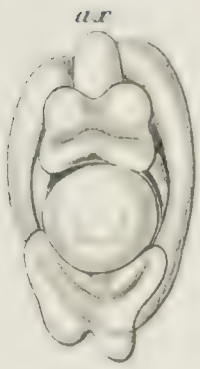
41.



35.

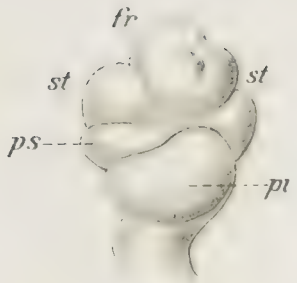
Verlag von Gustav Fischer in Jena.

45.

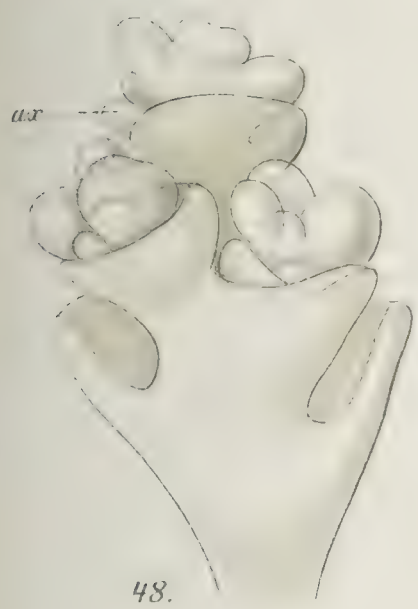


46.

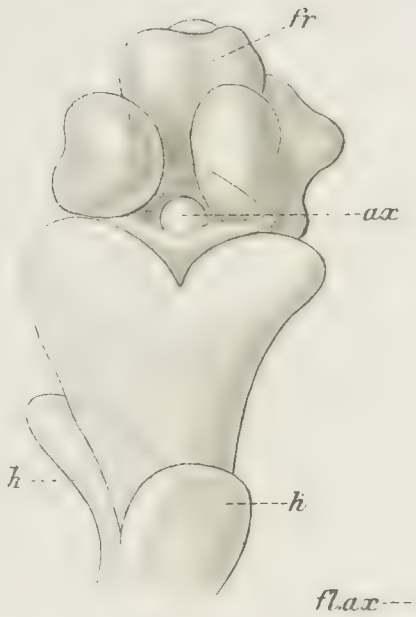
47.



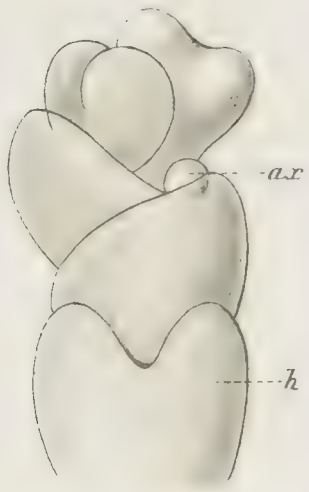
53.



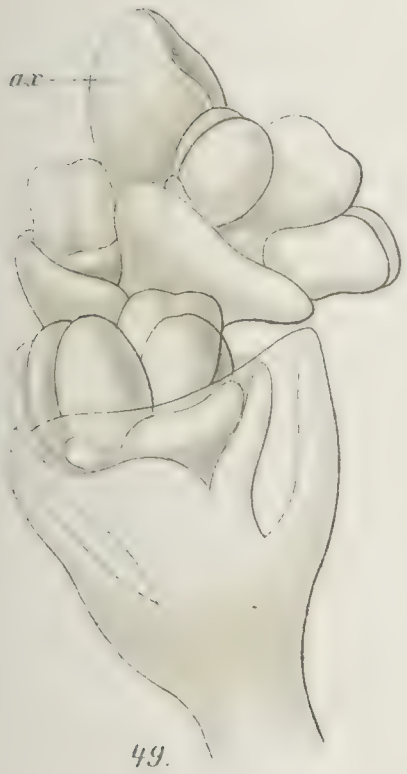
48.



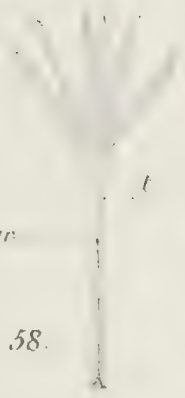
51.



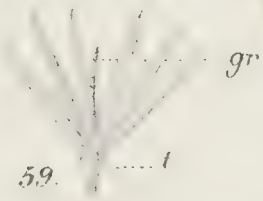
52.



49.

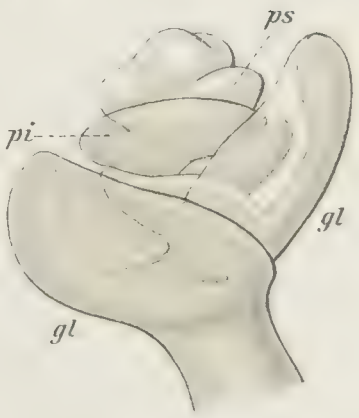


58.

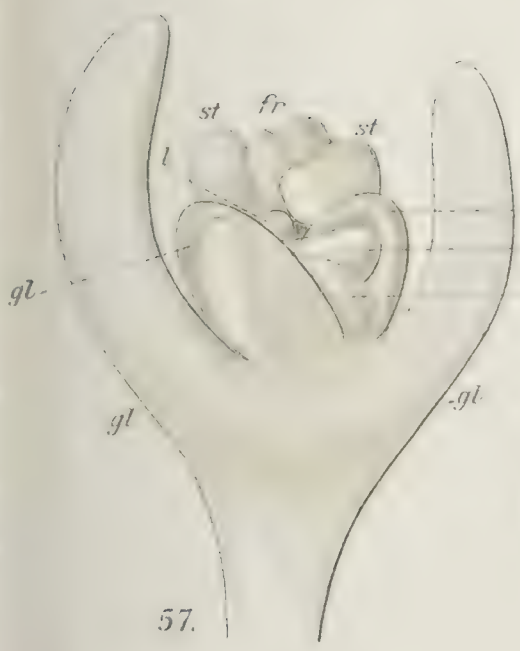


59.

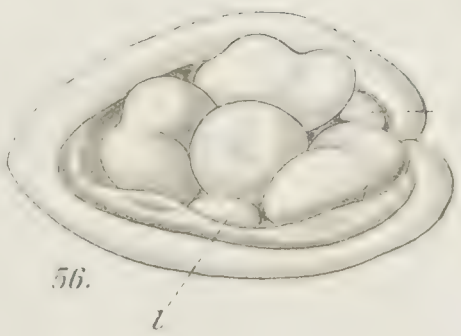
50.



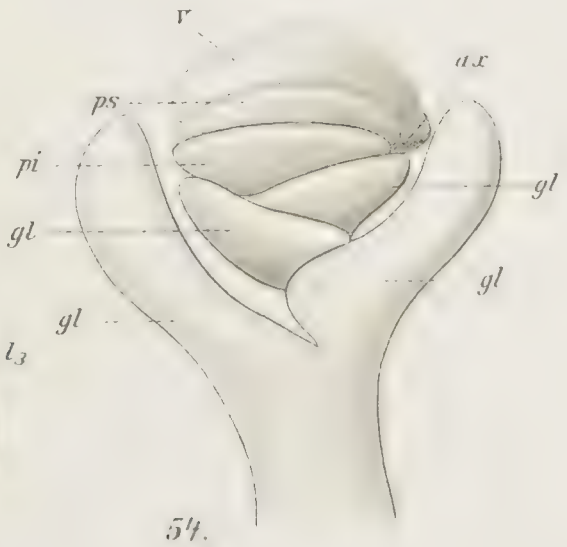
55.



57.



56.



54.

Über Inhaltsverlagerungen in plasmolysierten Zellen.

Von **Ernst Küster.**

(Mit 10 Abbildungen im Text.)

Als Systrophe bezeichnet A. F. W. Schimper[1]) diejenigen Verlagerungen der Chromatophoren, bei welchen diese zu Klumpen sich vereinigen. Systrophe beobachtete Schimper an Rhipidophora elongata und Striatella unipunctata nach Erschütterung, nach Verdunkelung, nach intensiver Belichtung und anderen Veränderungen in den äußeren Bedingungen. Bei Elodea tritt nach Schimper Systrophe in den Blattzellen nach Verwundung der Blätter auf, sowie bei intensiver Belichtung der Pflanze: „die Chlorophyllkörner sammeln sich zu einem Klumpen, der häufig, aber nicht immer den Zellkern umgibt und entweder eine Seitenwand oder noch häufiger der Innenwand anliegt. Die Orientierung der Chlorophyllkörner in diesem Klumpen ist wechselnd, je nach der Stellung derselben; sie liegen nämlich zum größten Teil der Zellwand, welchem der Klumpen befestigt ist, parallel, also je nach dem einzelnen Fall, mit ihrer breiten oder schmalen Seite nach außen[2])". In den Blattzellen von Krassulaceen (Sempervivum, Sedum) sammeln sich unter dem Einfluß der direkten Sonnenstrahlen „die Chlorophyllkörner zu einem oder zwei stark vorspringenden Klumpen, die häufig den Zellkern einschließen. Die Stellung dieser Klumpen ist wechselnd, sie können an allen Wandteilen befestigt sein, aber stets derart, daß, wo zwei vorhanden sind, sie einander gegenüber liegen[3])".

Die von Schimper als Systrophe bezeichnete Ballungserscheinung ist auch von anderen Autoren vor und nach ihm wiederholt beobachtet und beschrieben worden[4]); auf ihre Mitteilungen hier im einzelnen ein-

---

1) A. F. W. Schimper, Untersuchungen über die Chlorophyllkörner und die ihnen homologen Gebilde. (Jahrb. f. wiss. Bot. 1885, Bd. XVI, pag. 1, insbes. pag. 221.)

2) Schimper, a. a. O. pag. 226.

3) Schimper, a. a. O. pag. 230, 231.

4) J. Böhm, Beiträge zur näheren Kenntnis des Chlorophylls (Würzburger Akad. Wiss., Wien 1856); B. Frank, Über die Veränderung der Lage der Chlorophyllkörner und des Protoplasmas in den Zellen und deren innere und äußere Ursachen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. VIII, pag. 216); E. Stahl, Über den Einfluß von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche (Botan. Zeitung 1880, Bd. XXXVIII, pag. 297). Weitere Literaturangaben bei Stahl, a. a. O., Schimper, a. a. O. und Senn (s. u.).

zugehen, liegt keine Veranlassung vor. Nur auf Senn's Untersuchungen [1]) mag schon hier hingewiesen sein. Senn gebraucht den Ausdruck „Systrophe" in einem engeren Sinn als Schimper, nämlich nur für die Häufung der Chromatophoren um den Kern. Andere Ballungen der Chromatophoren, die keinerlei Beziehungen zum Zellenkern erkennen lassen, läßt Senn ohne besonderen Namen [2]). Die Systrophe (im engeren Sinn des Wortes) führt Senn auf die Produktion chemotaktisch wirkender Stoffe seitens des Zellenkerns zurück, der durch sie die bewegungsfähigen Chlorophyllkörner anzulocken vermag. In einer vorläufigen Mitteilung habe ich vor einigen Jahren auf die systrophische Gruppierung der Chromatophoren um den Zellenkern aufmerksam gemacht, die nach Behandlung der Zellen mit wasserentziehenden Mitteln erfolgt [3]). Auch Senn hat analoge Beobachtungen gemacht und beschrieben [4]). Die durch Behandlung mit plasmolysierenden Lösungen gewonnenen Ergebnisse decken sich mit den Beobachtungen Schimper's an Zellen, die durch Verdunstung einen Teil ihres Wassers eingebüßt hatten [5]). Ich möchte mit den nachfolgenden Mitteilungen auf die Inhaltsverlagerungen in plasmolysierten Zellen nochmals zurückkommen und dabei prüfen, ob Senn mit Recht zwischen Systrophe s. str. und Chromatophorenballungen anderer Art unterscheidet, und ob seine Lehre von den chemotaktisch wirkenden Ausscheidungsstoffen des Zellkerns sich mit allen Beobachtungen zwanglos in Einklang bringen läßt.

1. Kontraktion des Körnerplasmas nach Plasmolyse.

Bei Behandlung mit wasserentziehenden Lösungen zieht sich — hinreichend kräftige Einwirkung vorausgesetzt — nicht nur der plasmatische Zellenleib als Ganzes zusammen, sondern es wird in vielen Fällen noch das Körnerplasma besonders affiziert und zu mehr oder minder deutlicher Kontraktion veranlaßt.

Bringt man losgelöste Blätter vom Elodea densa z. B. in $^1/_2$ Normal-Calciumnitratlösung, so erfolgt sehr bald Plasmolyse. Nachdem diese perfekt geworden, zieht sich in den folgenden 24 Stunden das Körnerplasma samt Zellenkern und Chromatophoren zusammen, derart, daß es nicht allseits der Hautschicht als Belag von ungefähr gleichmäßiger

1) G. Senn, Die Gestalts- und Lageveränderungen der Pflanzenchromatophoren. Leipzig (W. Engelmann) 1908.

2) Senn, a. a. O. pag. 70.

3) E. Küster, Über den Einfluß wasserentziehender Lösungen auf die Lage der Chromatophoren (Ber. d. D. Bot. Ges. 1906, Bd. XXIV, pag. 255).

4) Senn, a. a. O. pag. 135 u. a.

5) Vgl. Schimper, a. a. O.

Dicke aufliegt, sondern an einer oder selten mehreren Stellen zu einem dicken Klumpen sich anhäuft, der Körnerplasma, Zellenkern und Chromatophoren in sich vereinigt. In Zellen, deren Körnerplasma sich besonders stark kontrahiert hat, springt der von ihm gebildete Klumpen halbkugelförmig oder als flaches Kugelstück in den Zellsaftraum vor, wie auf mehreren der Abbildungen zu erkennen ist.

Die Vollständigkeit, mit der sich das Körnerplasma an einer Stelle sammelt, ist sehr verschieden. Zuweilen handelt es sich nur um eine ungleichmäßige Verteilung des Plasmas, derart, daß eine sehr dünne Schicht von Körnerplasma noch an allen Teilen der kontrahierten Zellenleiber erkennbar bleibt; in vielen anderen Fällen aber ist die Hohlkugel, welche die Körnerplasmaschicht bildet. zerrissen und die ganze Masse auf eine oder wenige eng umgrenzte Stellen zusammengezogen, so daß stellenweise eine Trennung des Körnerplasmas von der Hautschicht erfolgt ist, oder zum mindesten keine Schicht von ersterem auf der Hautschicht mehr erkennbar ist. In diesen Fällen sind auch die Chromatophoren nicht mehr gleichmäßig oder nahezu gleichmäßig in der ganzen Zelle oder wenigstens auf einigen Wänden der Zelle verteilt, sondern in den Plasmaklumpen eingeschlossen.

Zur Untersuchung der Körnerplasmaklumpen eignen sich besonders die großen Zellen der oberen Schicht des Elodeablattes. Die Lagerung des Klumpens in der Zelle läßt keine Gesetzmäßigkeit erkennen; bald liegt er an den Außenwänden, bald an den Innen- oder Seitenwänden; bald sieht man ihn bei Durchmusterung eines Blattes in Profil-, bald in Flächenansicht [1]).

Abnormale Teilungen der Chloroplasten von Funaria bei Dunkelkultur in Knop'scher Lösung.

1) Bei dieser Gelegenheit möchte ich darauf aufmerksam machen, daß die Chloroplasten von Elodea densa bei längerem Liegen der Blätter in schwach plasmolysierenden Lösungen (z. B. $^n/_4$-Calciumnitrat, $^n/_4$-Rohrzucker) sich nicht bloß erheblich vergrößern (0,027—0,036 mm Länge anstatt 0,009—0,012 mm), sondern auch in ihrer Mitte eine deutlich wahrnehmbare, farblose oder blasse Zone ausbilden, an der der Chloroplast mehr oder weniger eingeschnürt ist. Offenbar handelt es sich um Gebilde, deren Teilung nach vorausgegangenem Wachstum unvoll-

Dieselben Erscheinungen der Körnerplasmakontraktion, die ich für Elodea beschrieben habe, lassen sich auch an Zellen anderer Provenienz jederzeit leicht beobachten. Auf einige der zahlreichen Objekte, die ich untersuchte, will ich noch kurz hinweisen.

Vallisneria spiralis. — In den kleinen Zellen der Blattepidermis kommt es bei Behandlung mit $^n/_2$-Calciumnitrat fast allenthalben zur Kontraktion. In den großen Zellen des Grundgewebes bleibt meist die gleichmäßige Körnerplasmaschicht erhalten, zuweilen aber erfolgt auch hier Kontraktion, so daß ein relativ sehr großer, schwarzgrüner Klumpen entsteht. In den kleinen Epidermiszellen konnte schon wegen des großen Plasmareichtums die Kontraktion nicht zu so auffallenden Formationen führen wie in den großvakuoligen Elodeazellen u. a.

Mesophyllzellen von Tradescantia discolor. — Auch hier bei Behandlung mit $^n/_2$-Calciumnitrat kräftige Kontraktion des Körnerplasmas. Wie bei allen Erscheinungen, die auf den vorliegenden Seiten geschildert werden sollen, spielt auch bei der Kontraktion des Plasmas in den Zellen des genannten Objektes, der nicht näher analysierbare Zustand des vorliegenden Materials eine große Rolle: Präparate von manchen Blättern und Blattstellen zeigen in fast allen Zellen die Ballung des Körnerplasmas, während bei Untersuchung anderer Blätter und gleicher Behandlung die Kontraktion in allen Zellen ausbleiben kann.

Grundgewebszellen aus jungen Achsen von Tradescantia virginica. — Längsschnitte in $^n/_2$-Calciumnitrat zeigen sehr deutlich Kontraktion des Körnerplasmas und Ballung der Chromatophoren. Wir kommen nachher noch auf dieses Objekt zurück.

---

kommen blieb. Sie gleichen im wesentlichen den von mir früher bei Funaria hygrometrica beobachteten Chlorophyllkörnern, die bei Dunkelkultur der Moospflänzchen in 0,5—1 %iger Knop'schen Lösung jene farblose Mittelzone noch viel kräftiger entwickelten und in den mannigfaltigsten Formen (vgl. die vorstehende Figur) zeigten (vgl. Küster, Beiträge zur Physiol. u. Phathol. der Pflanzenzellen I. Zeitschr. f. allgem. Physiol. 1904, Bd. IV, pag. 241; ferner V. Vouk, Laubfarbe und Chloroplastenbildung bei immergrünen Holzgewächsen. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien 1908, Bd. CXVII, Abt. I, pag. 1372). Die Tatsache, daß bei Funaria wie Elodea u. v. a. die farblose Zone der großen Chloroplasten immer in deren Mitte liegt, spricht dafür, daß bei dem der Teilung vorangehenden Wachstum der Chlorophyllkörner die neue Chloroplastensubstanz in der Mitte eingeschaltet wird (interkalares Wachstum); die Chloroplasten von Spirogyra wachsen nach Kolkwitz sowohl interkalar als auch an der Spitze (Die Wachstumgeschichte der Chlorophyllbänder bei Spirogyra. Festschr. für Schwendener 1899, pag. 277). Ein Grund, diese von Mikosch zuerst studierte Teilung der Chlorophyllkörner als „indirekte" zu bezeichnen, liegt meines Erachtens nicht vor.

Daucus carota. — Fig. 1 zeigt eine Zelle aus dem Querschnitt durch eine Mohrrübe: nach vierstündigem Aufenthalt in n-Rohrzucker hat sich das Körnerplasma samt den in ihm liegenden Karotinkristallen kontrahiert.

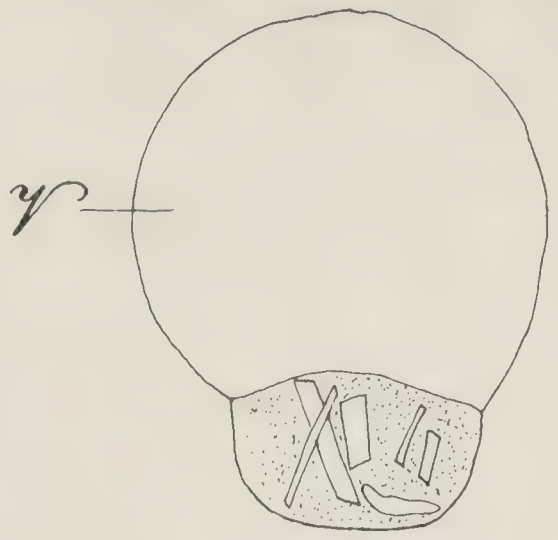


Fig. 1. Parenchymzellen aus der Wurzel von Daucus carota; nur das Plasma ist gezeichnet. Unten das Körnerplasma mit seinen Einschlüssen.

Primula sinensis. — Die zylindrischen Zellen der Drüsenhaare reagieren zwar sehr ungleich, zeigen aber sehr oft besonders deutlich die systrophische Gruppierung der hellgrünen Chromatophoren am Kern und die Ballung des Körnerplasmas. Auch von diesem Objekt soll später noch die Rede sein.

Allium cepa. — Ich untersuchte hauptsächlich Zwiebeln einer dunkelroten Varietät. Trägt man Epidermisfetzen von der morphologischen Unterseite der Zwiebelschuppen in $^{n}/_{2}$-Calciumnitratlösung oder andere plasmolysierende Medien ein, so kontrahiert sich binnen 24 Stunden in vielen Zellen das Körnerplasma sehr stark (vgl. Fig. 2 *a*). Der Plasmaklumpen ist sehr kräftig gekörnt, setzt sich aber gegen den Zellsaftraum mit einer deutlichen Schicht Hyaloplasma ab. Der in

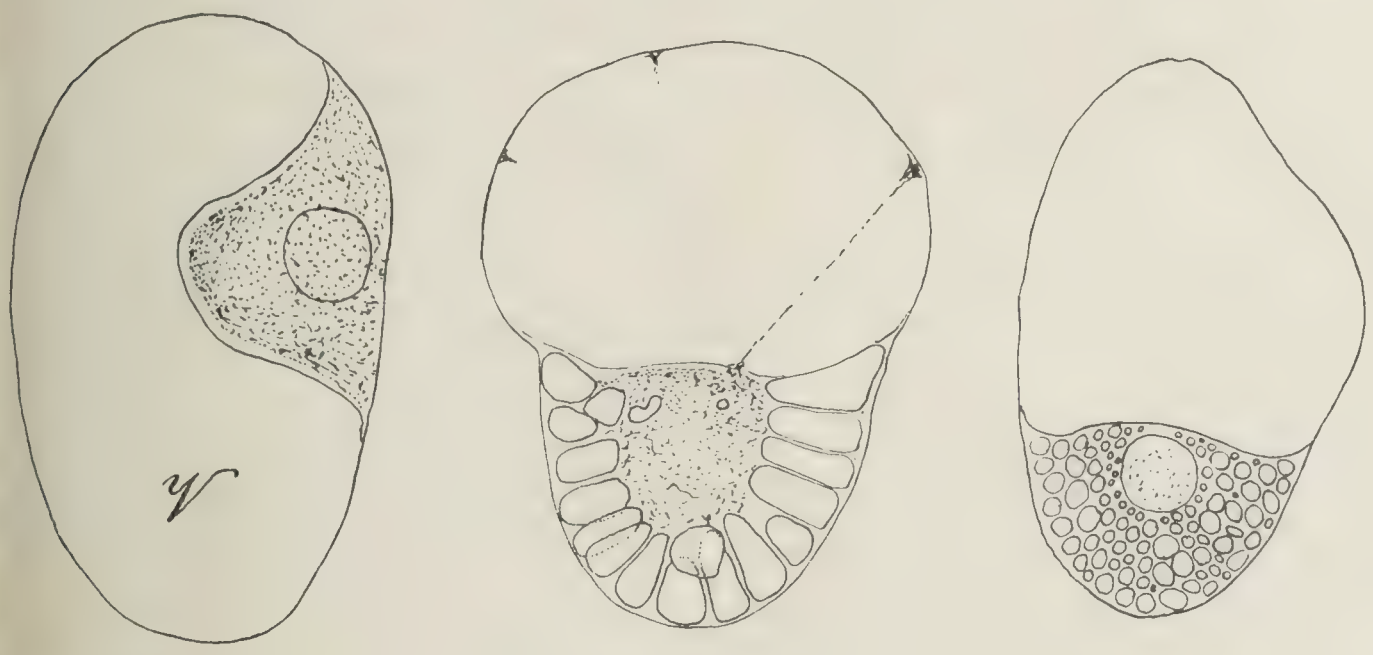


Fig. 2 *a* *b* *c*

Fig. 2. Zellen aus der Epidermis der Zwiebelschuppen von Allium cepa. Bei *a* starke Kontraktion des Körnerplasmas (*V* Vakuole) und deutliche Bildung einer inneren Hyaloplasmaschicht. Bei *b* ebenfalls Kontraktion des Körnerplasmas; dem Ballen liegen zahlreiche kleine und kleinste Vakuolen an. Bei *c* ist der Körnerplasmahaufen durchsetzt von zahlreichen kleinen Vakuolen. — Die Cellulosewand der plasmolysierten Zellen ist nicht gezeichnet.

Fig. 2*a* dargestellte Fall ist ausnahmsweise einfach; in der Mehrzahl der Fälle verändert sich der Plasmaleib der Zwiebelzellen in plasmolysierenden Lösungen — besonders deutlich z. B. in Normalrohrzuckerlösungen — derart, daß der rote Zellsaftraum von zahlreichen Plasmalamellen septiert und dabei oft zu einer grobschaumigen, morulaähnlichen Masse wird. In diese große Masse von Vakuolen kommt nun bei der Kontraktion des Plasmas insofern „Ordnung," als sich die kleinen und kleinsten in der Nähe des Kerns finden, und die große (oder die großen) zur Seite gedrängt wird (vgl. Fig. 2*b*). Eine ähnliche Anordnung zeigt Fig. 2*c*: der den Kern umgebende Körnerplasmaballen ist von zahllosen kleinsten roten Vakuolen durchsetzt. — Ähnlich wie die Epidermiszellen der Zwiebelschuppen verhalten sich auch ihre Grundgewebszellen (Längsschnitte); auf Präparaten beider Art sieht man sehr oft nicht mehr als 5 oder 10 % der Zellen in der geschilderten Weise sich verändern.

Die Anhäufung der Chloroplasten um den Zellenkern ist ebenso wie die Kontraktion des Körnerplasmas ein reversibler Vorgang: läßt man Wasser zu den plasmolysierten Objekten fließen, so beginnt in vielen Zellen — bei Elodea densa, deren Blattzellen durch $^n/_2$-Calciumnitrat plasmolysiert worden sind, oft schon nach 10 Minuten — eine Lockerung der Chlorophyllkörnerballung und eine Ausbreitung der Plasmaanhäufung. Die Zellen ein und desselben Präparates verhalten sich allerdings oft sehr ungleich: in manchen tritt die Lockerung der Chlorophyllkornmasse erst sehr viel später ein.

Läßt man die plasmolysierten Zellen, deren Körnerplasma sich kontrahiert hat, besonders lange in der plasmolysierenden Flüssigkeit liegen, so wird allmählich von dem der Kugelform zustrebenden Zellsafttropfen der rundliche Plasmatropfen samt Zellenkern und Chromatophoren sanft vorgewölbt und schließlich wie eine halbkugelförmige Warze vorgestülpt (vgl. z. B. Fig. 1; Fig. 2*b* zeigt die Plasmamasse samt den ihr anliegenden kleinen Vakuolen in der geschilderten Weise vorgestülpt); natürlich sind diese Formveränderungen erst dann möglich, wenn die Oberflächenspannungsverhältnisse der Hyaloplasmaschicht nicht mehr die ursprünglichen sind.

Die Art und Weise, wie der Zellenkern von den sich systrophisch vereinigenden Chlorophyllkörnern umlagert und überlagert wird, läßt zwar mancherlei Unterschiede erkennen (vgl. Fig. 3); stets aber bestehen insofern Beziehungen zwischen Zellenkern und Chromatophoren, als jener niemals frei von diesen bleibt. Wir werden später noch eingehender davon berichten, daß bei der Kontraktion des Körnerplasma-

außer dem großen inhaltsreichen Klumpen, von dem schon die Rede war, noch kleinere Plasmaportionen sich kontrahieren und tropfenartig auf der Hyaloplasmaschicht stehen können; solche Plasmatropfen sind meist chlorophyllfrei. Niemals aber wurde der Fall beobachtet, daß der Zellenkern in einem dieser chloroplastenfreien Plasmatropfen läge. Wohl aber ist der Fall gar nicht selten, daß außer dem großen Klumpen Chlorophyllkörner, der den Zellenkern als Zentrum umgibt, noch ein zweiter, naturgemäß kernloser Chlorophyll- und Körnerplasmahaufen sich bildet. Bei Elodea densa (in $^1/_2$ Normalcalciumnitrat, noch besser

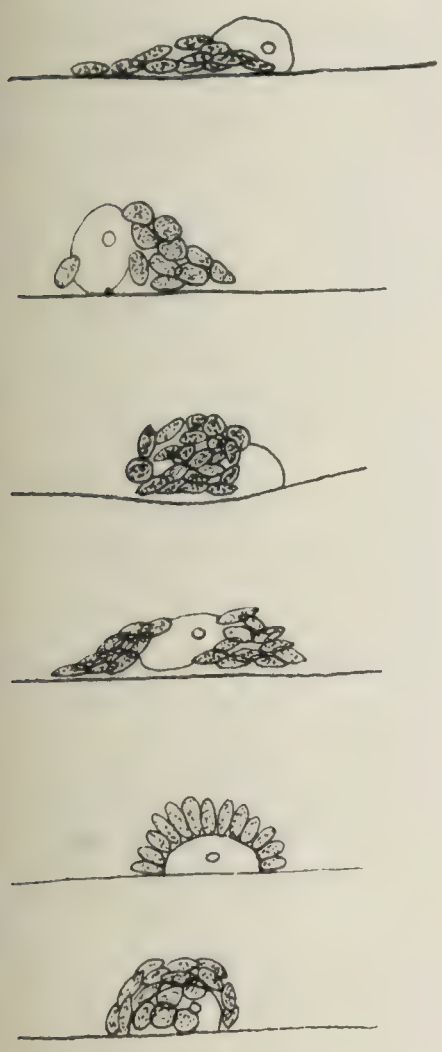


Fig. 3. Die Chlorophyllkörner beginnen in verschiedener Anordnung sich um den Zellenkern zu lagern (Elodea densa in $^n/_2$-Calciumnitrat).

Fig. 4. Randzellen eines Blattes von Hydrilla verticillata; 4 Stunden in $n/_2$-Calciumnitrat. Der Inhalt einer Zelle ist in drei Portionen zerfallen.

Fig. 3. Fig. 4.

in n-Rohrzucker) ist die Bildung von zwei chlorophyllführenden Plasmaklumpen in einer Zelle sehr häufig. Vorgänge ähnlicher Art hat, wie wir oben in Erinnerung riefen, auch Schimper beobachtet, dessen Mitteilungen sich allerdings stets nur auf die Chromatophoren und nicht zugleich auf das Körnerplasma beziehen. Unterschiede irgendwelcher Art — etwa in der Anordnung ihrer Teile oder in ihren Lebensäußerungen (Bewegung usw.) — lassen sich zwischen den kernführenden und kernlosen Chlorophyll- und Plasmaballen nicht beobachten.

Besondere Aufmerksamkeit verdienen diejenigen Zellen, deren Protoplasma bei der Plasmolyse sich in zwei oder mehr Stücke zerlegt hat, deren jedes mehr oder minder reichlich mit Chlorophyllkörnern

ausgestattet ist. Bei den langen Randzellen und den am Mittelnerv liegenden Zellen der Blätter von Elodea densa oder Hydrilla verticillata, sowie bei den langen Grundgewebszellen aus der Achse von Tradescantia virginica und an vielen anderen Objekten kann man sich leicht davon überzeugen, daß die Bildung von Chlorophyllballungen nicht abhängig ist von der Gegenwart oder der Nähe eines Zellkerns; denn auch in den kernlosen Plasmaportionen, die sich bei der Plasmolyse isoliert haben, sind die Chlorophyllkörner imstande, sich zu einer dichtgedrängten Gruppe zu vereinigen, und auch die Kontraktionsfähigkeit des Körnerplasmas ist vom Zellkern unabhängig; bei Hydrilla verticillata zerfällt das Plasma der sehr langen schmalen Randzellen der Blätter sehr oft in drei und vier Portionen, die alle in gleicher Weise ihre Plasma- und Chlorophyllballen ausbilden (vergl. Fig. 4). Daß in sehr kleinen, nur aus Plasma bestehenden, zellsaftlosen Portionen keine Ballungen eintreten können, versteht sich von selbst.

Daß die Ballung der Chlorophyllkörner in den kernlosen Anteilen nicht in der Weise zustande kommt, daß etwa noch vor der Zerklüftung des Plasmaleibes ein einheitlicher systrophischer Haufen sich gebildet hat, der bei der fortschreitenden Plasmolyse dann zerteilt würde, derart, daß jede Plasmaportion einen Teil des Ballens bekäme, geht schon aus der Lage der Chlorophyll- und Körnerplasmaballen hervor, ferner aber auch daraus, daß bei Elodea, Hydrilla und anderen die Zerteilung des Plasmaleibes in mehrere Portionen längst perfekt geworden ist, bevor Plasmakontraktion und Ortswechsel der Chloroplasten eintritt. Bei Primula sinensis begegnen wir allerdings dem abweichenden Verhalten, daß in den zylindrischen Zellen der Drüsenhaare alle Chlorophyllkörner zu einer Gruppe sich zusammenschaaren können, noch bevor eine Zerteilung des Plasmaleibes erfolgt; tritt diese dann ein, so resultieren ein kernhaltiger, plasmareicher Anteil mit sämtlichen Chromatophoren und ein kernloser, plasmaarmer, völlig chlorophyllfreier Teil. Dieses Verfahren, chlorophyllfreie Zellen zu gewinnen [1]), habe ich bisher nur bei den Haarzellen von Primula sinensis anwendbar gefunden [2]).

1) Eine andere Methode, chlorophyllfreie Zellen zu erhalten, hat kürzlich C. v. Wisselingh (Zur Physiologie der Spirogyrazellen. Beih. z. Botan. Zentralbl. 1908, Bd. XXIV, Abt. I, pag. 133) beschrieben.

2) Von allen Objekten, die ich nach den hier interessierenden Gesichtspunkten untersucht habe, sind die Drüsenhaare der Primula sinensis insofern am ungeeignetsten, als Zellen ein und derselben Art bei gleicher Behandlung außerordentlich verschieden hinsichtlich der Umlagerung ihres Plasmas und der Chromatophoren reagieren. Alle im Text erwähnten Beobachtungen sind im Botanischen Institut zu Halle gemacht worden; das Kieler Material gab keine Resultate, da das Plasma stets noch vor Beginn der Umlagerungen abstarb.

Mustert man eine große Anzahl von Zellen, deren Inhalt durch Plasmolyse in mehrere Portionen zerlegt worden ist, so stellt sich heraus, daß hier und da in kernlosen Anteilen die Ballung ausgeblieben ist (z. B. bei Elodea); sie bleibt zwar auch bei unzerteilten kernhaltigen Zellen aus nicht ersichtlichen Gründen zuweilen aus; immerhin muß bei manchen Objekten die Wiederkehr des in Fig. 5 dargestellten Bildes auffallen: im kernhaltigen Teil deutliche Kontraktion des Plasmas (und event. systrophische Ballung der Chromatophoren), im kernlosen Teil unveränderte Verteilung des Plasmas (und seiner Inhaltskörper). Wenn diesen Fällen außerordentlich zahlreiche andere gegenüberstehen, in welchen beide Plasmaanteile die gleichen Kontraktionserscheinungen zeigen, so werden wir die Folgerung ziehen dürfen, daß von dem Kerne eine „Anziehungswirkung" ausgeht, welche das Körnerplasma und die in ihm liegenden Chromatophoren usw. um ihn sich sammeln lassen, daß aber auch andere Stellen der Zelle — unabhängig vom Zellenkern — denselben Konflux veranlassen können. Zu dieser Vermutung führt uns auch die Betrachtung der unzerteilten Zellen, in welchen sich 2 Gruppen von Chlorophyllkörnern gehäuft haben.

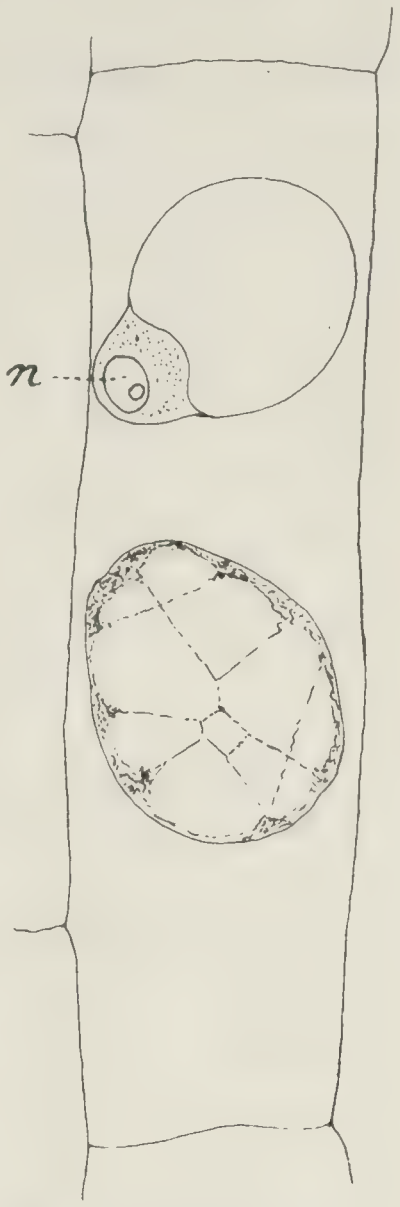


Fig. 5. Farblose Zelle aus dem Längsschnitt durch die Achse von Tradescantia virginica. 18 Stunden in $^n/_2$-Calciumnitrat. Oben der kernhaltige (*n*), unten der kernlose Teil. In letzterem keine Plasmakontraktion.

Über die anziehende Wirkung des Zellenkerns, welche die nukleopetale Wanderung der Chlorophyllkörner veranlaßt, hat sich Senn a. a. O. ausführlich geäußert. Wir werden in einem der nächsten Abschnitte auf seine Theorien näher einzugehen haben.

2. Plasmabewegungen in plasmolysierten Zellen.

Daß die tiefgreifenden Veränderungen in der Verteilung des Körnerplasmas in der Zelle nicht ohne Einfluß auf dessen Bewegung sein werden, läßt sich erwarten. Es wird zunächst zu schildern sein, in welcher Weise die Strömungserscheinungen modifiziert werden; außerdem werden die an plasmolysierten Zellen mit kontrahiertem Körnerplasma beobachteten amöboiden Plasmabewegungen zu behandeln sein.

a) Strömungsanomalien.

Plasmolyse schließt an sich Plasmabewegung nicht aus[1]); auch die Kontraktion des strömenden Körnerplasmas vermag seine Bewegung noch nicht lahmzulegen. Die Art der Bewegung in kontrahierten oder sich kontrahierenden Plasmamassen zeigt aber mancherlei Auffälliges.

Am deutlichsten werden die Veränderungen in den Blattzellen von Elodea densa — nur von diesen und ihrer Rotation soll im folgenden die Rede sein —, wenn das Körnerplasma und die ihm eingelagerten Chlorophyllkörner zu scharf umrissenen Klumpen sich vereinigt haben — zu einem oder zwei halbkugelförmigen Ballen oder zu einer dicken, annähernd in der Mitte der Zelle liegenden Plasmascheibe. Die Bewegung wird in diesen Klumpen fortgesetzt; in denjenigen Zellen, in welchen der Plasmaklumpen seine der Hautschicht anhaftende Sohle nach oben richtet, sieht man Plasma und Chlorophyllkörner rotieren wie auf einer um ihren Mittelpunkt gedrehten kreisrunden Scheibe. Ich beobachtete Fälle, in welchen eine Drehung der Plasmamasse um 360° ca. 25 Sekunden in Anspruch nahm. Auch wenn die Klumpen einer Seitenwand anliegen und bei Untersuchung eines Elodeablattes daher im Profil sichtbar sind, läßt sich die Drehung der Plasmamasse deutlich beobachten. Die Achse, um welche die Drehung erfolgt, liegt übrigens nicht fest, sondern verschiebt sich; der Umriß der der Hautschicht aufruhenden Körnerplasmasohle verändert sich während der Drehung fast in allen Fällen von Sekunde zu Sekunde mehr oder minder deutlich.

Hat sich das gesamte Körnerplasma oder sein größter Teil in der Mitte der langgestreckten Zelle zu einem dicken Scheibchen kontrahiert, so kann man naturgemäß nur an diesem Plasmaseptum Bewegungserscheinungen erwarten; dieses dreht sich mit derselben Geschwindigkeit wie die soeben besprochenen hemisphärischen Klumpen.

Am vorzüglichsten habe ich alle diese Bewegungserscheinungen an denjenigen Blättern beobachtet, welche 24 Stunden oder länger in $^3/_4$ n—n-Rohrzuckerlösungen gelegen hatten. Auch an Zellen der Blattbasis, die an Plasma arm und deren Chloroplasten oft stark degeneriert sind, treten die geschilderten Rotationen auf. Allzulange kann man sie unter dem Mikroskop nicht verfolgen, da sie nach 10 bis 20 Minuten langsamer werden und schließlich ganz sistiert werden. Vielleicht ist die geringe Sauerstoffzufuhr, die durch das Deckglas bedingt wird, hierfür verantwortlich zu machen.

Noch zahlreiche weitere Mannigfaltigkeiten lassen sich an der Plasmabewegung plasmolysierter Zellen beobachten. Zumal in Rohr-

1) Vgl. Hofmeister, Die Lehre von der Pflanzenzelle 1867, pag. 53.

zuckerlösungen entstehen sehr häufig nicht ein, sondern mehrere Plasmaballen der gewöhnlichen Form: dann können wir beide unabhängig voneinander ihre Drehungen ausführen sehen. Weiterhin ist der Fall sehr häufig, daß die Kontraktion des Körnerplasmas unvollkommen bleibt. Sehr oft bleibt z. B. neben einem (oder neben zwei) Plasmaklumpen noch eine sehr dünne gürtelförmige Zone von Körnerplasma mit Chromatophoren in der Mitte der Zelle bestehen, die — senkrecht zur

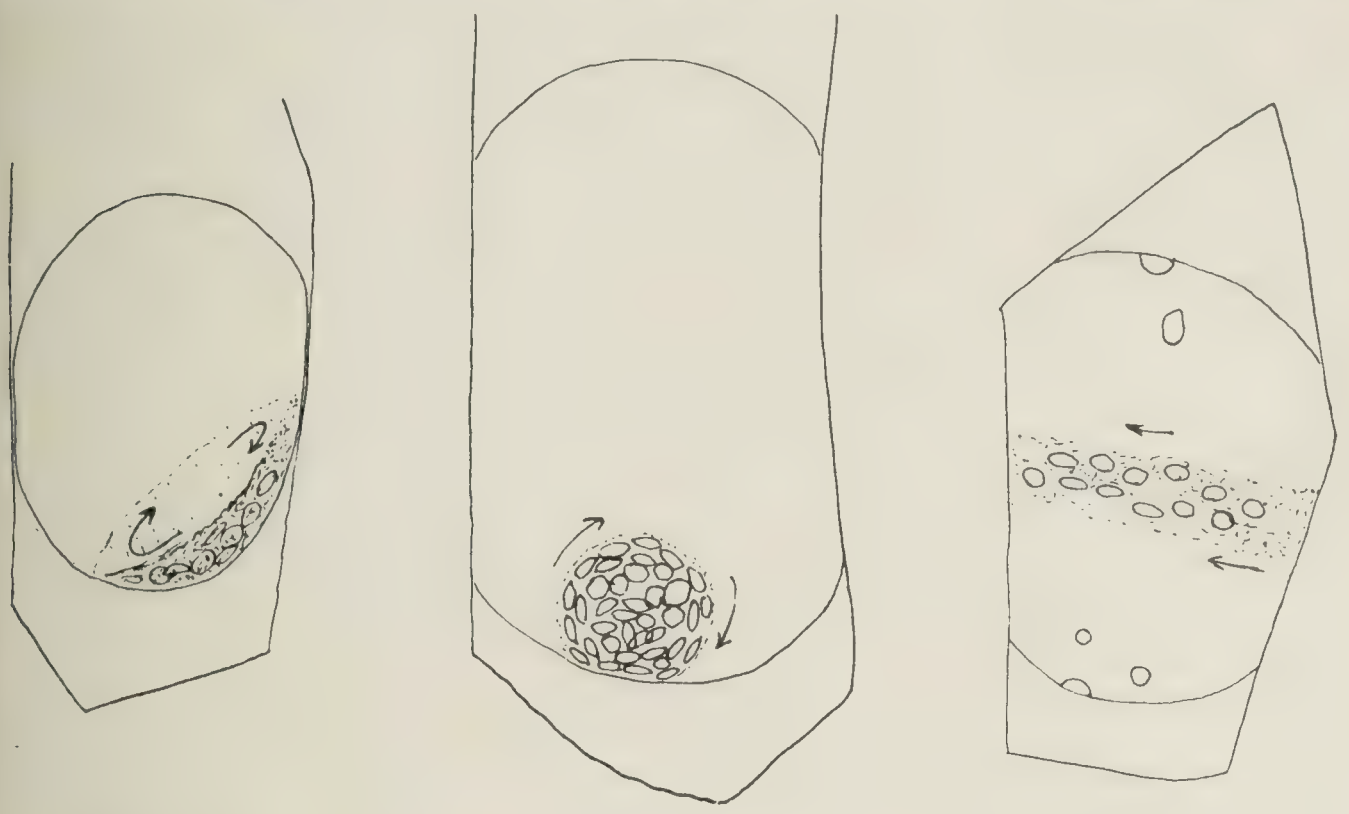


Fig. 6. Halbschematische Darstellung der in den Blattzellen von Elodea densa häufigsten Strömungsanomalien. *a* u. *b*: das strömende Körnerplasma zu einem Haufen zusammengeballt und in der Richtung der Pfeile rotierend (*a* Profil-, *b* Flächenansicht); *c* eine dicke gürtelförmige Zone des Körnerplasmas strömt (senkrecht zur Längsachse der Zelle) in der Richtung der Pfeile (es ist die Oberseite der Zelle gezeichnet); oben und unten dünne ruhende Körnerplasmaschichten mit einigen Chlorophyllkörnern; *d* Zellen mit zwei rotierenden Plasmaklumpen (oben und unten, einer in Profil-, der andere in Flächenansicht), in der Mitte eine gürtelförmige Strömungszone, links noch ein nahezu in Ruhe verharrender Plasmatropfen.

Längsachse der Zelle — ihre Strömung fortsetzt; oder es bleiben hie und da in der Zelle unregelmäßig umgrenzte Partien oder solche, deren Umrisse sich überhaupt nicht mit Sicherheit erkennen lassen, an der Hautschicht haften und verharren in völliger Ruhe soweit aus den ihnen hie und da eingelagerten Chloroplasten sich erschließen läßt. — Fig. 6 veranschaulicht einige der häufigsten Strömungsanomalien.

Die Plasmaklumpen, die mit einem feinen Plasmafädchen noch mit der gegenüberliegenden Seite des Zellenleibes in Verbindung stehen,

rotieren in derselben Weise wie diejenigen, von welchen keinerlei Plasmafäden ausgehen; die Rotationsachse geht stets durch den Punkt, an welchem das Plasmafädchen einmündet. Diese Plasmaklumpen zeigen während der Rotation von einer zur anderen die seltsamsten Formveränderungen und vermitteln für unsere Beschreibung den Übergang zu den im nächsten Abschnitt geschilderten Vorgängen.

b) Amöboide Formveränderungen.

Alle lebendigen Anteile der Pflanzenzelle — Cytoplasma, Zellenkern, Chromatophoren — zeigen sich unter bestimmten Bedingungen zu amöboider Formveränderung befähigt. Was insbesondere das Cytoplasma umhäuteter Zellen betrifft, so läßt sich seine Befähigung hierzu naturgemäß nur an der Grenzfläche von Cytoplasma und Vakuolenflüssigkeit beobachten: sowohl der wandständige Plasmabelag als auch die den Zellsaftraum durchsetzenden Plasmafäden zeigen unter besonderen Umständen hie und da zuckende oder züngelnde Bewegungen, die als amöboide zu bezeichnen sind, — nach Pfeffer z. B. dann, wenn sich in dem Plasma irgendwo eine lokale Stauung bildet und die strömende Masse diese Insel eine Zeitlang umfließt, bis das Hindernis mitgerissen wird[1]).

Bequeme Gelegenheit zur dauernden Beobachtung amöboider Bewegungserscheinungen von Cytoplasma umhäuteter Metaphytenzellen bieten die nach Plasmolyse kontrahierten Körnerplasmamassen, von welchen oben die Rede war, z. B. die in den Zellen von Elodea densa.

Fig. 7. Grundgewebszellen aus der Achse von Tradescantia virginica (Längsschnitt 20 Stunden in $^{n}/_{2}$-Calciumnitrat).

Fast alle durch Kontraktion der Körnerplasmaschicht entstandenen Plasmaklumpen zeigen — wenigstens die ersten 24–48 Stunden nach ihrer Entstehung — mehr oder minder lebhafte amöboide Formveränderungen. Die großen mit Chlorophyllkörnern reichlich ausgestatteten Plasmaklumpen, welche einzeln oder zu zwei in den Elodeazellen sich bilden, zeigen allerdings meist nur bescheidene amöboide Formveränderungen, die oft erst bei aufmerksamer und geduldiger Beobachtung der Gebilde bemerkbar werden. Außerordentlich lebhaft sind aber die Formveränderungen bei den kleinen Körnerplasmatropfen, die hier und da auf der Hautschicht der plasmolysierten Zellen aufsitzen (vgl. Fig. 7).

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., Bd. II, pag. 727.

In den Zellen von Elodea bilden sich fast immer bei Behandlung mit $Ca(NO_3)_2$ oder mit Rohrzucker außer dem großen chlorophyllführenden Plasmaballen kleinere Körnerplasmaansammlungen — in jeder Zelle meist eine, selten zwei, die wie Tropfen auf der Hautschicht aufsitzen. Die kleinen sind stets chlorophyllfrei — der Durchmesser ihrer der Hautschicht aufsitzenden Sohle ist ungefähr so groß wie ein Chlorophyllkorn, bis doppelt so groß; die größeren sind gelegentlich mit einem oder wenigen Chlorophyllscheibchen ausgestattet. Diese der Hautschicht ansitzenden „Plasmaamöben" zeigen eine erstaunliche Agilität, die hinter der Beweglichkeit schnell kriechender tierischer Amöben nicht zurückbleibt. Sie wölben sich, spitzen sich zu, züngeln und wogen, buchten sich sattelförmig ein, teilen sich vorübergehend mehr oder minder unvollkommen, runden sich wieder ab und rücken auf ihrem Substrat bald hierhin, bald dorthin. Ungeachtet aller Agilität kommen sie meist doch nicht recht von der Stelle; was sie an ihren Platz fesselt, ist nicht zu ersehen, — vermutlich dasselbe Hemmnis, das sie als besonderen Plasmatropfen an ihre Hautschicht des Cytoplasmas zurückhielt, die Vereinigung ihrer Substanz mit der Hauptmasse des sich kontrahierenden Körnerplasmas verhinderte und dadurch ihre Entstehung als selbstständige Plasmaamöben erst herbeiführte. Oft sind Plasmafäden erkennbar, welche von ihnen zum gegenüberliegenden Teil des Plasmaballens führen; an diesen Faden züngelt die Masse der Plasmaamöben oft weit hervor. In anderen Fällen beobachtete ich amöboide Plasmatropfen, von welchen keine Plasmafäden ausgingen.

Es ist zwar anzunehmen, daß die Plasmaamöben gegen den Zellsaftraum durch eine dünne Lage von Hyaloplasma oder eine andersgeartete Hautschicht abgesetzt sind: doch habe ich von einer solchen nichts wahrnehmen können.

Die unvollkommene Kontraktion des Körnerplasmas, welche, wie wir bereits sahen, zu den mannigfaltigsten Arten der Plasmaverteilung führen kann, bedingt auch sehr mannigfaltige Verschiedenheiten in den amöboiden Bewegungserscheinungen. Namentlich in Zellen, deren chlorophyllführender, sich kontrahierender Plasmaballen seine Masse noch nicht in einem fest umgrenzten, abgerundeten Gebilde gesammelt hat, lassen sich allerhand Variationen erkennen: das Körnerplasma des Ballens spült von Zeit zu Zeit wie mit lobosen Pseudopodien über die Hautschicht vor, oder streckt solche von sich und zieht sie wieder ein, zuweilen sind mehrere sich kontrahierende Plasmaballen miteinander durch feine, fadenartige Plasmabrücken — die aber nicht durch den Zellsaftraum gespannt sind, sondern der Hautschicht aufliegen — ver-

bunden; ich beobachtete Zellen, in welchen diese Plasmafäden im Augenblick zu breiten Plasmabändern sich verwandelten und das Zusammenfließen der beiden Plasmamassen herbeiführten. Häufig sind die sich kontrahierenden Plasmamassen auf allen Seiten von einem Netzwerk feiner Plasmafäden umgeben, in dem fortwährend ähnliche Veränderungen sich abspielen.

An den großen chlorophyllführenden Plasmaklumpen kann sich die vorhin beschriebene Rotation mit amöboiden Formveränderungen kombinieren, und auch bei den kleinen Plasmaamöben, die unablässig ihre Form wechseln, legen die in ihnen enthaltenen Plasmakörnchen oft deutliche Rotationsbahnen zurück. Überhaupt ist die geschilderte amöboide Bewegung der Plasmatropfen unzweifelhaft ein Ausdruck derselben bewegenden Kräfte, welche im unzerrissenen, zusammenhängenden Körnerplasmaschlauch die typischen Erscheinungen der Rotation hervorrufen.

Plasmaamöben von größerer oder geringerer Agilität bilden sich unter denselben Umständen wie in den Zellen von Elodea densa häufig und leicht in den Zellen der Drüsenhaare von Primula sinensis, in den Grundgewebszellen von Tradescantia virginica und sehr vielen anderen.

3. Senn's Lehre vom Peristromium.

Nach der Schilderung, welche Senn in seinem bereits zitierten Werk von der Bewegung und den Bewegungsorganen der Chlorophyllkörner gibt, werden diese zu aktiver Bewegung durch das sie umgebende Peristromium befähigt, eine farblose Plasmahülle, welche fadenförmige Pseudopodien auszusenden vermag und den Ortswechsel der Chlorophyllkörner bewirkt. Ein solches Peristromium, das besonders deutlich in den Blattzellen von Funaria hygrometrica wahrnehmbar sein soll, nimmt Senn für die beweglichen Chlorophyllkörner aller Pflanzen in Anspruch.

Was insbesondere die Wanderung der Chlorophyllkörner zum Zellkern hin betrifft, so nimmt Senn, wie schon oben erwähnt, für die von ihm als Systrophe bezeichneten Fälle an, daß die durch die Pseudopodien ihrer Peristromien bewegten Chlorophyllkörner von chemotaktisch wirkenden Ausscheidungsstoffen des Nucleus zu diesem hingelockt würden.

Ich kann mich der Senn'schen Lehre aus verschiedenen Gründen nicht anschließen. So wahrscheinlich es auch ist, daß der Zellkern durch ausgeschiedene Stoffe mannigfaltiger Art auf seine lebendige Umgebung wirkt, sind doch insbesondere die Chemotaktica, welche Senn voraussetzt, nach meiner Ansicht schon deswegen nur wenig glaubhaft

von dem genannten Forscher erschlossen, weil die aktive Bewegungsfähigkeit der Chlorophyllkörner bzw. ihrer Peristromien noch keineswegs erwiesen zu sein scheint. Die Zweifel, welche Senn's Peristromialpseudopodien gegenüber berechtigt sind, hat Knoll[1]) bereits zum Ausdruck gebracht; auf seine Abhandlung möchte ich hier verweisen. Solange also nicht die aktive Bewegung der Chlorophyllkörner über allen Zweifel erhaben ist, dürfte es verfrüht sein, hypothetische Chemotaktica zur Erklärung der Chlorophylltranslokationen anzunehmen und ihre Wirkungsweisen zu diskutieren.

Ich bestreite durchaus nicht, daß an Chromatophoren verschiedener Art Pseudopodien sichtbar werden können. Bei vielen Algen — vgl. Senn a. a. O. pag. 298 ff. — lassen sich amöboide Formveränderungen, die ich an Diatomeen, Phäophyceen und Rhodophyceen wiederholt studiert habe, bei geduldiger Beobachtung leicht feststellen. Ich möchte bei dieser Gelegenheit darauf aufmerksam machen, daß auch die Chlorophyllkörner höherer Pflanzen wenigstens unter bestimmten Umständen zur Bildung von Pseudopodien befähigt zu sein scheinen. Meine Beobachtungen beschränken sich auf die blaßgrünen Chloroplasten der unterseitigen Epidermis von Listera ovata. Obwohl ich in vier Frühjahren mich sehr bemüht habe, die in Rede stehende Erscheinung näher zu studieren, ist es mir doch nur zwei- oder dreimal gelungen, amöboide Formveränderungen an den Listerachloroplasten wahrzunehmen, und stets nur dann, wenn die Laubblätter der Listera oder Stücke von ihnen vor der Untersuchung mehrere Stunden in Wasser gelegen hatten. An einer vorher nicht gekennzeichneten Stelle des Chlorophyllscheibchens bildet sich ein schmales Pseudopodium, das sich schnell vorstreckt, verlängert, auch an der Spitze sich gabeln und unter sehr lebhaften Formveränderungen wieder eingezogen werden kann (vgl. Fig. 8). Davon, daß das Chlorophyllkorn dabei von der Stelle rückte, habe ich nichts wahrgenommen. Von den Senn'schen Peristromialpseudopodien unterscheiden sich die von mir leider so selten beobachteten Gebilde vor allem auch dadurch, daß sie nicht Plasmafäden darstellen, sondern offenbar zum Stroma des Chromatophoren selbst gehören. Hierin gleichen sie vielleicht auch den von Noll (vgl. Senn, a. a. O., pag. 298) beobachteten Pseudopodien der Chloroplasten von Bryopsis. Die von mir beobachteten Listerachloro-

1) Fr. Knoll, Über netzartige Protoplasmadifferenzierungen und Chloroplastenbewegung (Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien; Mathem.-naturwissensch. Bl. 1908, Bd. CXVII, Abt. I, pag. 1227).

plasten bildeten so überaus dünne Pseudopodien, daß diese völlig farblos erschienen.

Die bei Listera gelegentlich beobachteten Chloroplastenpseudopodien sind offenbar nicht imstande, das Problem der Orientierungsbewegungen, die von den Chlorophyllkörnern her bekannt sind, nach irgendeiner Richtung zu klären. An den leichtbeweglichen Chlorophyllscheibchen von Funaria usw. habe ich ebensowenig wie andere Untersucher jemals Effigurationen gesehen, die mit den von Listera hätten verglichen werden können. Die Umstände, unter welchen ich sie bei dieser beobachtete, machen es überdies fraglich, ob diese Art der Pseudopodienbildung zum normalen Leben der Chromatophoren höherer Pflanzen gehören mag.

Fig. 8.

Fig. 8. Pseudopodienbildende Chromatophoren aus der unterseitigen Epidermis von Listerablättern. — Die Chromatophoren veränderten, während sie beobachtet und gezeichnet wurden, unausgesetzt ihre Form, so daß es dahingestellt bleiben muß, ob in den Figuren die Proportionen überall mit hinreichender Genauigkeit wiedergegeben worden sind.

Der von Senn insbesondere für die systrophische nukleopetale Wanderung der Chlorophyllkörner gegebenen Deutung kann ich mich ferner schon deswegen nicht anschließen, weil mir kein Grund vorzuliegen scheint, zwischen den Gruppen der Chloroplasten, welche den Kern umhüllen, und den Chloroplastenballen, welche an beliebigen anderen Plätzen der Zelle sich häufen, prinzipiell zu scheiden, und weil bei den an beliebiger Stelle sich ansammelnden Massen eine Wirkung der Kerne ausgeschlossen ist.

Schließlich spricht gegen Senn's Deutung auch die Tatsache, daß auch andere Inhaltskörper des Plasmas als Chromatophoren sich in derselben Weise um den Zellkern scharen oder an der nukleopetalen Gruppierung teilnehmen, z. B. Eiweißkristalle. Wenn unzweifelhaft tote Gebilde ebenso am Kern Platz nehmen, wie wir es bei der Systrophe der Chromatophoren sehen, wird die Folgerung nicht abzuweisen sein, daß die zum Zellkern hin gerichtete Bewegung der Plasmaeinschlüsse passiv ist und der von Frank aufgestellte Satz: „Das Protoplasma ist das Bewegende" noch zu Recht besteht. Macht man durch junge Kartoffelknollen dünne Schnitte unmittelbar unter ihrer Korkhaut, so sieht man in den stärkearmen, aber sehr eiweißreichen

Zellen den Zellenkern sehr oft nicht nur von den Chromatophoren umlagert, sondern findet in derselben Lage wie diese auch einen, zwei, drei oder noch mehr Eiweißkristalle wechselnder Größe an ihm liegen (vergl. Fig. 9). Die Leukoplasten verhalten sich nicht anders als in schwach ergrünten Knollen die blassen Chlorophyllträger, die stärkelosen Chromatophoren nicht anders als diejenigen, die bereits ein kleines Stärkekorn bergen. Nach meiner Ansicht wird sich die Annahme nicht umgehen lassen, daß alle Einschlüsse des Plasmas, welche am Kern liegen, durch die gleichen Kräfte hinbefördert worden sind, und ich kann mich daher nicht zu der Auffassung bekennen, daß die Chloroplasten durch aktive Lebensfähigkeit zum Zellkern wanderten.

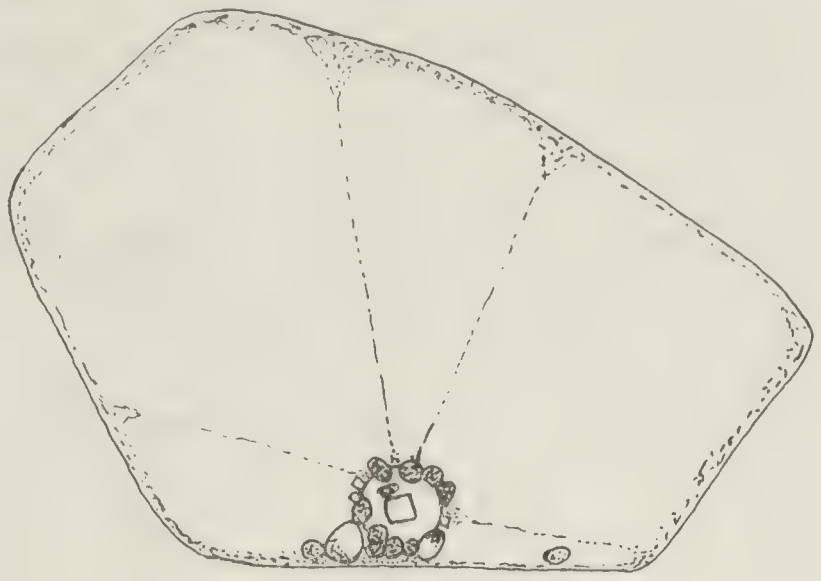


Fig. 9. Zelle aus dem Grundgewebe einer Kartoffelknolle. An dem Kern liegen zahlreiche Chloroplasten (mit und ohne Stärkeeinschlüsse), ein größeres und mehrere kleinere Eiweißhexaëder.

Um ähnliche Transportbewegungen, die das Protoplasma ausführt, handelt es sich vermutlich auch bei der Erscheinung, daß die Stärkekörner mancher Florideen sich um den Zellkern lagern [1]).

4. Rhumblers Erklärungsversuch.

Aus dem Gesagten geht hervor, daß in den hier behandelten Fällen die Chlorophyllkörner zum Kern hingebracht werden. Welche Kräfte können wir für diese Bewegungserscheinungen verantwortlich machen? Es liegt am nächsten, an Oberflächenspannungserscheinungen zu denken. Ich will versuchen, mit den folgenden Zeilen diejenigen Äußerungen der Kapillarspannungen zu erläutern, die für die Klärung der Fragen nach dem Mechanismus der Chlorophyllkornbewegungen etwas beizutragen versprechen.

a) Wenn Körper beliebiger Art auf einer Flüssigkeit schwimmen — z. B. Holz- oder Korkstückchen auf einer Wasseroberfläche — so

1) Vgl. Fr. Schmitz, Die Chromatophoren der Algen (Verhandl. Naturw. Ver. Rheinlands 1882, Bd. XL). — Auch die von Vouk (a. a. O.) beobachteten Vereinigungen von Chlorophyllkörnern und Granulis in den Zellen von Sequoia sempervirens möchte ich lieber als rein physikalisch bedingt (wohl durch Kapillarspannung) erklären, als auf ontogenetische Beziehungen zwischen den Organen beider Art zurückführen.

werden sich die einzelnen Körper, falls sie nicht zu weit voneinander entfernt sind, einander nähern und zu einer schwimmenden Gruppe vereinigen oder, falls sie dem Rand des Gefäßes nicht zu fern sind, diesem zustreben und an ihm in eine Ruhestellung kommen. Es ist die Spannung der Wasseroberfläche zwischen den einzelnen schwimmenden Gegenständen oder zwischen diesen und dem Gefäßrand, welche die besagten Bewegungen veranlaßt.

Es scheint mir keineswegs ausgeschlossen, daß Bewegungserscheinungen dieser Art und analoge Wirkungen der Oberflächenspannungen auch an Bestandteilen lebender Zellen — auch an den Chromatophoren — zustande kommen können: denn es kommen, wie scheint, Fälle vor, in welchen Zellenorgane — Chromatophoren — auf der Plasmaoberfläche schwimmen: man kann es sogar unter dem Mikroskop unmittelbar beobachten, daß Chloroplasten, die sich zunächst im Innern des Plasmabelags befanden, also allseitig von Plasma umgeben waren, an die Oberfläche des letzteren rücken und auf ihr schwimmen[1]); bei den Chloroplasten, welche an feinen Plasmafäden liegen, dürfte es sich vielleicht oft genug um Gebilde handeln, die dem Plasma nur aufliegen und nicht allseitig von ihm umhüllt sind.

1) Vgl. z. B. Noll, Beobachtungen und Betrachtungen über embryonale Substanz (Biolog. Zentralbl. 1903, Bd. XXIII, pag. 334): „Mit dem Eintritt in die Spitze verändert sich das Aussehen des somatischen Plasmas, indem es in gleichem Maße dichter (stärker lichtbrechend) und körniger wird; in gleicher Weise scheinen die Kerne wasserärmer und stärker lichtbrechend zu werden, während die Chloroplasten nicht in gleicher Weise beeinflußt werden, sondern unverändert ihre Dichte beibehalten und deshalb aus der dichteren Masse (wie Holzstücke aus dem Wasser) ausgestoßen werden. Sie bleiben an der freien Oberfläche der embryonalen Masse „schwimmend“ zurück, während die Kerne mit in dieselbe hineingenommen werden; die embryonale Kappe ist daher kernhaltig, aber chlorophyllfrei.“ Der Wechsel in der Dichtigkeit genügt nach meiner Ansicht nicht, um das von Noll geschilderte Austreten der Chlorophyllkörner an die Oberfläche zu erklären und der Vergleich mit dem Auftrieb der im Wasser liegenden Holzstücke trifft, wie mir scheint, die Sache nicht, weil bei letzteren die Schwerkraft die Bewegungsrichtung des der Flüssigkeitsoberfläche zustrebenden Materials bestimmt; davon kann aber bei den Verlagerungen der Chloroplasten keine Rede sein. Ich vermute, daß bei den von Noll und Berthold (zitiert bei Noll) beschriebenen Erscheinungen Änderungen in der Benetzbarkeit der Chloroplasten durch das Cytoplasma eine Hauptrolle spielen, die ihrerseits auf chemisch-physikalische Änderungen in den Chloroplasten oder in dem sie umgebenden Cytoplasma zurückzuführen sind. In diesem Falle wäre das Austreten der Chlorophyllkörner physikalisch mit der Defikation der Amöben gleichzustellen und ebenso zu erklären wie diese (vgl. L. Rhumbler, Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle I. Arch. für Entwicklungsmechanik 1898, No. 7, p. 258).

b) Zweitens haben wir uns zu vergegenwärtigen, daß auch Gebilde, welche allseitig von einem flüssigen Medium umgeben sind, durch Oberflächenspannungsverhältnisse in ihrer Anordnung beeinflußt werden können. Körperchen, welche in einer Flüssigkeit suspendiert sind, grenzen bei isolierter Lage mit größerer Oberfläche an das sie umgebende Medium als wenn sie sich berühren, zu einem Klumpen vereinigen oder sonstwie zusammentreten. Die Oberflächenspannung des umgebenden Mediums, — etwa des Wassers, des Cytoplasmas usf. — wird suspendierte Körperchen, die durch irgendwelche Umstände bis zur gegenseitigen Berührung sich einander genähert haben, in dieser Lage festhalten; ein besonders stabiles Gleichgewicht wird erreicht sein, wenn alle suspendierten Körperchen sich zu einem Klumpen vereinigt haben und die Grenzfläche des umgebenden flüssigen Mediums auf ein Minimum gesunken ist. Daß Ballungen, welche in der geschilderten Art auf Oberflächenspannungen zurückzuführen sind, in Zellen vielfach vorkommen, ist mir nicht zweifelhaft. Die Ballungen, zu welchen Öl- und Fetttropfen und ähnliches sich in Pflanzenzellen verschiedener Art (z. B. bei Dictyota) vereinigt finden, lassen sich offenbar auf Oberflächenspannungen zurückführen. Auch bei dichten Ballungen von Chlorophyllkörnern werden dieselben Oberflächenspannungen die Stabilität der Gruppe festigen können.

Nur beiläufig möchte ich an die Bewegungserscheinungen erinnern, welche Roux an „kopulierenden" Chloroformtropfen beobachtet hat. Ich glaube freilich, daß jene Phänomene die uns interessierenden Erscheinungen nicht erklären helfen können [1]).

c) Um so ausführlicher möchte ich auf die Erklärung eingehen, welche Rhumbler für gewisse von Fischel beobachtete Körnchenbewegungen in Echinodermeneiern gibt [2]).

Fischel zeigte, daß nach Behandlung mit Neutralrot in den sich furchenden Echinodermeneiern sich kleine, im Protoplasma liegende Körnchen färben, die zunächst überall in der Zelle gleichmäßig verteilt sind, bei Beginn der Kernteilung aber zum Kern hinwandern, sich in seiner Nähe anhäufen und erst später, wenn auf die Kern- und Zell-

1) W. Roux, Eine Methode der Selbstkoagulation von Tropfen (Zeitschr. f. biolog. Technik und Methodik 1908, Bd. I, pag. 16; vgl. auch Roux, Gesammelte Abhandl. 1895, Bd. II, p. 34).

2) A. Fischel, Über vitale Färbung von Echinodermeneiern während ihrer Entwicklung (Anatom. Hefte 1899, 1. Abt., Bd. XI, pag. 463—505); L. Rhumbler, Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle II (Archiv für Entwicklungsmechanik 1900, Bd. IX, pag. 32).

teilung das Ruhestadium folgt, sich in den Zellen wieder regelmäßig verteilen.

Rhumbler nimmt an, daß der Kern bei der Teilung wasserentziehend und somit verdichtend auf das umgebende Cytoplasma wirkt und gibt folgenden Erklärungsversuch für das Fischel'sche Phänomen:

„Wenn in einem wabig gebauten Flüssigkeitsgemisch, im Protoplasma oder in irgendeinem emulsionsartigen Gemenge aus irgendwelchem Grunde eine lokale Verdichtung der Wabenwandsubstanz eintritt, so entsteht in dem Wabenwandwerk ein Druckgefälle, welches von dem Verdichtungszentrum aus nach allen Seiten hin abfällt. Dieses Druckgefälle wird dadurch veranlaßt, daß bei der Verdichtung die Kohäsion der Wandsubstanz gesteigert wird, die Wandteilchen hängen an der Verdichtungsstelle unter einander fester zusammen und werden deshalb auf zwischen sie eingedrängte Substanzen einen größeren Druck ausüben als da, wo eine geringere oder gar keine Verdichtung der Wandsubstanz eingetreten ist. Die zwischen den Wabenwänden eingelagerten flüssigen Wabeninhaltsmassen, die Enchylematröpfchen des Protoplasmas oder die Emulsionströpfchen einer Emulsion müssen daher von dem Verdichtungszentrum der Wabenwandsubstanz, vom Druckgefälle fortgetrieben, abwandern; denn jedes einzelne dieser Flüssigkeitströpfchen ist an dem der Verdichtung zugekehrten Pole einem durch die Verdichtung verursachten höheren Kohäsionsdruck der Wandsubstanz ausgesetzt, als an seinem der Verdichtung abgekehrten Pole und diese Druckdifferenzen müssen sich innerhalb der flüssigen Einlagerungen in der Weise auszugleichen suchen, daß die Einlagerung von dem stärker gedrückten nach dem weniger stark gedrückten Pole einfließt. Jede lokale Verdichtung (Kohäsionssteigerung) innerhalb der Wandsubstanz muß daher (unter Abstoßung der flüssigen Einlagerungen) gleichzeitig eine lokale Zusammenhäufung der Wandsubstanz im Verdichtungszentrum und andererseits eine Rarifizierung der Wandsubstanz in den von dem Verdichtungszentrum abgelegenen Zellen der Emulsion zur Folge haben, denn in diesen abgelegenen Teilen müssen sich selbstredend die von der Verdichtung zurückgestoßenen Flüssigkeitströpfchen ansammeln“ [1]). Die Fischel'schen Körnchen haben offenbar zu dem Plasma, in dem sie liegen, eine hinreichend starke Adhäsion, und wenn dieses sich an Sphären und Zellkern verdichtet, häufen sich an denselben Stellen auch die roten Körnchen besonders dicht an.

1) Rhumbler a. a. O., pag. 56, 57.

Dieselbe Erklärung gibt Rhumbler auch bei Behandlung der Pigmentanhäufungen in den Embryonalzellen der Amphibieneier[1]); während der Teilung, wenn der Kern verdichtend auf das umliegende Plasma wirkt, häuft sich das Pigment, für welches Rhumbler wiederum hohe Adhäsion an das Hyaloplasma annimmt, in seiner Nähe an, später in der Ebene der Zellscheidewand, „die ja natürlich auch nur unter Protoplasmaverdichtung hervorgebildet werden kann."

Die von Fischel beobachteten und von Rhumbler erklärten Erscheinungen der Körnchenbewegungen sind den uns interessierenden Chloroplastenballungen so ähnlich, daß auch für sie Rhumbler's Erklärung zutreffend sein kann. In unseren Fällen wird das von Rhumbler angenommene Druckgefälle meist vom Zellkern ausgehen, aber auch von anderen Stellen des Zellleibes, an welchen durch irgendwelche Umstände eine besonders energische Verdichtung zustande kommt. Es kann sich vorläufig nur darum handeln, Rhumbler's Erklärung und ihre Anwendung auf die uns interessierenden Phänomene in Pflanzenzellen zur Diskussion zu stellen. Ein Beweis dafür, daß mit ihr das richtige getroffen ist, wird sich erst erbringen lassen, wenn es im Experiment gelingt, an willkürlich gewählten Stellen des Zellenleibes die geschilderten systrophischen Ballungen hervorzurufen.

1) L. Rhumbler, Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle III (Arch. f. Entwicklungsmechanik 1900, Bd. IX, pag. 63).

Kiel, Botanisches Institut der Universität,
August 1909.

Über Selaginella Preissiana Spring.

Von **H. Bruchmann.**

(Mit 8 Abbildungen im Texte, Sel. Preissiana betreffend.)

Von dieser kleinsten Selaginellen-Art, die in Westaustralien, Victoria und Tasmanien vorkommt, sind nur kurze, für die Systematik gebräuchliche Beschreibungen bekannt, wie solche mir z. B. von J. G. Baker (im „Handbook of the fern-allies", pag. 34, Nr. 3) und Hieronymus (in „Englers natürliche Pflanzenfamilien, Pteridophyten", pag. 669, Nr. 5) vorliegen. Eine Erweiterung dieser kurzen Angaben, ja auch eine Richtigstellung und Aufklärung von einigen derselben dürfte nicht überflüssig erscheinen.

Wenn man z. B. bei Baker liest, daß der Stengel dieser einjährigen Pflanze „gewöhnlich unverzweigt" sei, so wirkt solche Angabe bei den nunmehr vorliegenden Ergebnissen der Untersuchung von anderen Arten dieser Gattung befremdend. Wie festgestellt ist, gehen ja die Selaginellen meist gleich unmittelbar über ihren beiden Keimblättern eine dichotomische Verzweigung ein. Sollte diese Art eine Ausnahme von der Regel machen? Wenn nun Hieronymus zu solcher Angabe über den Stengel von S. Preissiana noch hinzufügt: „oder an der Basis verzweigt und dann rasig erscheinend", so ist auch diese Charakterisierung der Aufklärung bedürftig. Denn, wie bekannt, vermögen sich die Selaginellen nur aus dem Meristem ihrer Sproßscheitel zu verzweigen. Adventive Auszweigungen sind nicht denkbar, eher noch „pseudoadventive". Wie soll also eine rasenbildende Verzweigung am Grunde der Pflanze erklärt werden?

Die folgende Untersuchung soll feststellen, inwieweit auch diese kleine eigenartige Form den durch meine Selaginellen-Studien ermittelten Gesetzmäßigkeiten in der Anordnung und dem Aufbau der Organe, also dem Verzweigungsschema der Selaginellen entspricht. Herbarienmaterial, namentlich einiges Alkoholmaterial, welches letztere mir von Herrn Professor Dr. K. Goebel in München, welcher es in Westaustralien gesammelt hatte, gütigst überlassen wurde, machten mir diese Orientierung über S. Preissiana möglich.

Vom Prothallium der großen Spore der S. Preissiana ist mir nicht viel zu berichten möglich. Wie einige den Keimpflanzen anhaftenden Muttersporen nachwiesen, fehlten dem Prothallium die drei in den Winkeln der Sporenklappen auftretenden Rhizoidhöcker nicht, welche

ch gut ausgebildet vorfand. Ein Diaphragma aber war, wie zu erwarten, im Prothallium nicht vorhanden.

Von der Keimpflanze. Wie die Anordnung der Organe an der Keimpflanze zeigte, gehört S. Preissiana zu der Hauptgruppe mit zwischenständigen Haustorien, welche der mit unterständigen entgegensteht. Es sind hier also Embryoträger und Fuß zwischen Hypokotyl und erstem Keimwurzelträger aufgebaut. Von den Keimwurzelträgern Nr. 2 und 3, die auch noch am Grunde des Hypokotyls zu entstehen haben, wird meist nur einer ausgebildet, der dritte bleibt rudimentär. Die aus den Keimwurzelträgern entspringenden Wurzeln gehen reiche Auszweigungen ein.

Die Keimblätter (*k* in Fig. 1) sind deutlich hervortretend und wenig größer wie die folgenden Blätter. Rechtwinklig zur Mediane dieser ersten beiden Blätter tritt auch hier, wie bei allen Selaginellen, die erste, und zwar eine dichotomische Verzweigung ein. Von den beiden Gabelästen wird aber zunächst nur der eine gefördert, stets unverzweigt auf eine Höhe von etwa 3 cm geführt, vierzeilig beblättert und dann sein Wachstum mit der Entwicklung einer Ähre beschlossen (*e* in Fig. 1). Der zweite zunächst zurückgebliebene Gabelast (*r* in Fig. 1) tritt nach der abschließenden Entwicklung des ersten sogar mit Auszweigungen deutlich hervor (*r* in Fig. 2). Somit treffen die oben angeführten diagnostischen Angaben von unserer Pflanze, daß sie „gewöhnlich unverzweigt“ sein soll, nicht zu. Diese Angabe ist Keimpflanzen entnommen, an welchen die stets vorhandene erste Verzweigung übersehen war. Jedes dieser jungen Pflänzchen aber entwickelt sich zu einer Pflanze mit verhältnismäßig reicher Verzweigung weiter.

1.

Fig. 1. Keimpflanze mit einem vollständig entwickelten Gabelaste (*e*), *k* die beiden Keimblätter, *r* der zurückgebliebene zweite Gabelast, *wt* Wurzelträger, *h* Hypokotyl, *sp* Mutterspore, welche dem Fuße ansitzt, *w* Wurzeln. Vergr. 5.

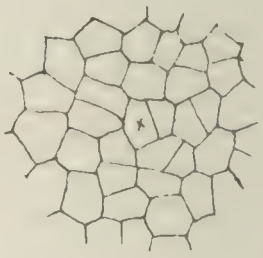
Von der älteren Pflanze. Mit der Entwicklung des zweiten Gabelastes (*r* in Fig. 1) wird die Pflanze aus ihrer jugendlichen Form in die ältere übergeführt (Fig. 2). Dieser zweite Gabelast wächst nämlich nicht zu einem aufrechten Sproß aus, wie der erste der Entwicklung vorangeeilte (*e* in Fig. 2), sondern zu einem kurzen, kriechenden Rhizom mit Niederblättern, welches

seitlich, abwechselnd rechts und links, kurze, meist nicht über 4 cm lange, aufrechte, ganz dicht gestellte, unverzweigte oder wenig verzweigte Sprosse entwickelt. Sämtliche Verzweigungen wachsen zu Ähren mit reicher Makrosporenzahl aus, so daß also für diese kleine Pflanze eine reiche Vermehrung durch Sporen eintreten kann, da eine andere ausgeschlossen erscheint. Das Rhizom (*r* in Fig. 2) erzeugt mit jedem aufrechten Seitensproß je einen nach abwärts führenden Wurzelträger, aus welchem sich vielfach verzweigende rhizoidlose Wurzeln entstehen.

2.

Fig. 2. Ältere Pflanze. *k* die beiden Keimblätter, *e* erster Gabelast, *r* der zum Rhizome ausgewachsene zweite Gabelast mit seinen Auszweigungen, *h* das Hypokotyl der Keimpflanze, *wt* Wurzelträger des Rhizoms mit ihren Wurzeln. Schwache Vergr.

3.



4.

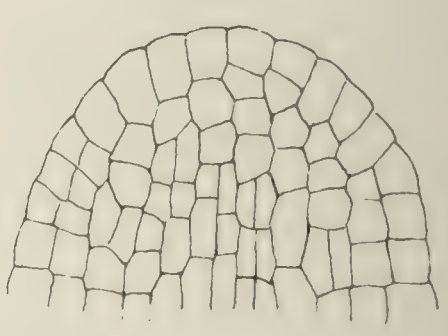


Fig. 3 und 4.

Fig. 3. Sproßscheitel von oben gesehen. Die Scheitelmitte ist mit einem Kreuze bezeichnet. Vergr. 550.

Fig. 4. Sproßscheitel im medianen Längsschnitt. Vergr. 550.

Das Scheitelwachstum der Sprosse geht ohne Scheitelzelle vor sich. Es läßt der Vegetationspunkt, von oben gesehen, eine gleichmäßige in Teilungen begriffene Zellfläche erkennen (Fig. 3). Mediane Längsschnitte durch die Vegetationsspitze zeigen ein Wachstum, wie wir es schon bei S. spinulosa und S. Lyallii fanden, bei welchem sämtliche Zellen eines solchen Organes von Scheitelinitialen abzuleiten sind, die weder durch Größe noch durch gesetzmäßige Teilungsweise besonders hervortreten.

Verzweigungen kommen hier nur an dem durch ein größeres Entwicklungsvermögen ausgestatteten zweiten Gabelaste der Keimpflanze vor. Wie wir wissen, haben nach dem Verzweigungsgesetze der Selaginellen sämtliche Auszweigungen eines Gabelastes der Keimpflanze nur in ein und derselben Ebene, nämlich senkrecht zur ersten Verzweigungsebene, zu entspringen, und unser Pflänzchen macht keine Abweichung von der normalen Sproßfolge. An dem Rhizome treten die Auszweigungen seitlich, abwechselnd rechts und links hervor (Fig. 5), liegen also in derselben Ebene, der Erdbodenebene. Die nun folgenden Verzweigungen der aufstrebenden Sprosse gehen wieder in gleicher Ebene vor sich, welche, wenn man sie in ihre Entstehungsebene, also horizontal gelegt denkt, mit der Erdebene zusammenfällt. Die Verzweigungen des Rhizomscheitels sind modifiziert dichotomisch mit frühzeitiger Bevor-

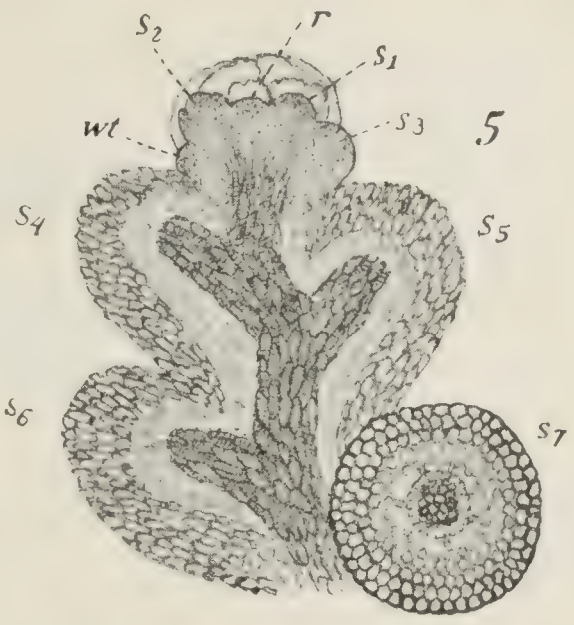
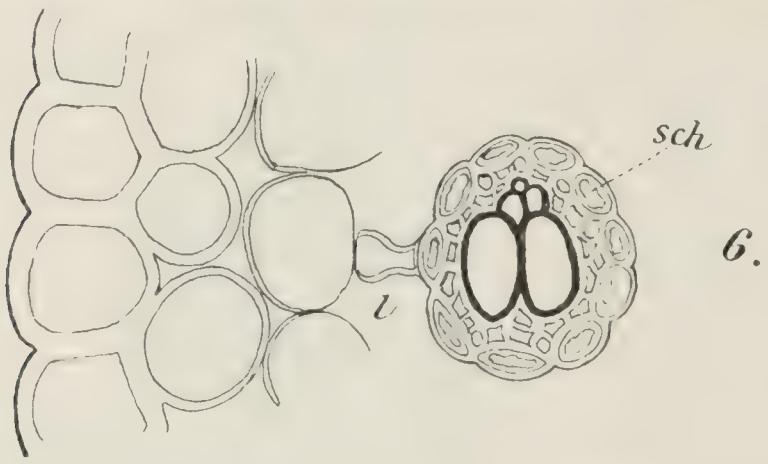


Fig. 5. Längsschnitt durch ein Rhizom in der Auszweigungsebene aufgenommen. r Rhizomscheitel, s_1 und s_2 seitliche den Rhizomscheitel überholende Auszweigungen, *wt* Wurzelträgeranlage, welche in der Weiterentwicklung durch die erstarkende Sproßbasis von s_2 nach abwärts verschoben wird, s_4—s_6 ältere aus dem Rhizom entsprungene und stark sklerenchymatische Sproßbasen, s_7 Querschnitt durch einen Sproß mit zentroxylemischem Bündel und stark sklerenchymatischen äußeren Rindenschichten nebst Epidermis. Vergr. 32.

zugung der nach den Seiten abgegebenen und zu aufstrebenden Sprossen emporwachsenden Äste (Fig. 5 r, s_1 und s_2). Sie gehen ebenso vor sich, wie ich es für das Rhizom von S. Lyallii ausführlich dargelegt habe. Auch die Verzweigungen der aufrechten Sprosse sind modifiziert dichotomische und stimmen in den Einzelheiten mit denen der Wedel von S. Lyallii überein.

Vom Bau der Sprosse interessiert uns zunächst der des Hypokotyls. Bei einer Anzahl von Selaginella-Arten mit sehr abweichenden Bündelformen in ihren Sprossen findet sich aber in dem Hypokotyl ihrer Keimpflanzen ein gleiches zylindrisches Bündel vor, in welchem die Mitte des zentralen, sich in zentrifugaler Folge ausbildenden Xylems von Erstlingstracheïden eingenommen wird und die weiteren Treppentracheïden peripherisch vorkommen. Diesen Zentralstrang umgibt ringsum eine kleinzellige Phloemzone, ferner eine meist einzellige Bündelscheide. Bei S. Preissiana weicht aber das Hypokotyl-Bündel in dem

Aufbau des zentralen Xylems von dem gekennzeichneten ab (Fig. 6). Seine Erstlingsgruppe liegt exzentrisch, von wo aus die Ausbildung von meist nur noch zwei weiten Xylemelementen nach der Mitte zu vorgenommen ist. Die übrigen aufrechten Sprosse sowohl wie auch das Rhizom haben übereinstimmend ein axiles zylindrisches zentroxylemisches Bündel und es besteht hier nicht der Unterschied im Bündelbau zwischen Rhizom und Wedel, wie wir ihn bei S. Lyallii kennen lernten. Das im Querschnitt annähernd kreisförmige Xylem des Bündels hat seine vier nicht immer deutlich auseinander gehaltenen Erstlingsgruppen peripherisch meist diametral gegenübergestellt, und die Ausbildung der weiten Xylemelemente schreitet daher von zwei Seiten nach der Mitte vor. Die Blattspurstränge der in vier Zeilen angeordneten Blätter legen sich an die Protoxylemgruppen an. Das Xylem des Rhizoms ist stärker als das der aufrechten Sprosse und führt im Zickzack zu ihren aus ihm abwechselnd rechts und links entspringenden Xylembasen (Fig. 5). In allen Sprossen wird das zentrale Xylem von nur mäßig entwickelten, aber verdickten Bastelementen umgeben (Fig. 5), und die das Bündel umschließende ein- auch zweischichtige Scheide geht sekundäre, ja tertiäre Verdickungen ein. Ihre Außenmembran ist verholzt (Fig. 5).



6.

Fig. 6. Querschnitt durch das Hypokotyl einer Keimpflanze. *l* Lakune und *sch* Bündelscheide. Vergr. 320.

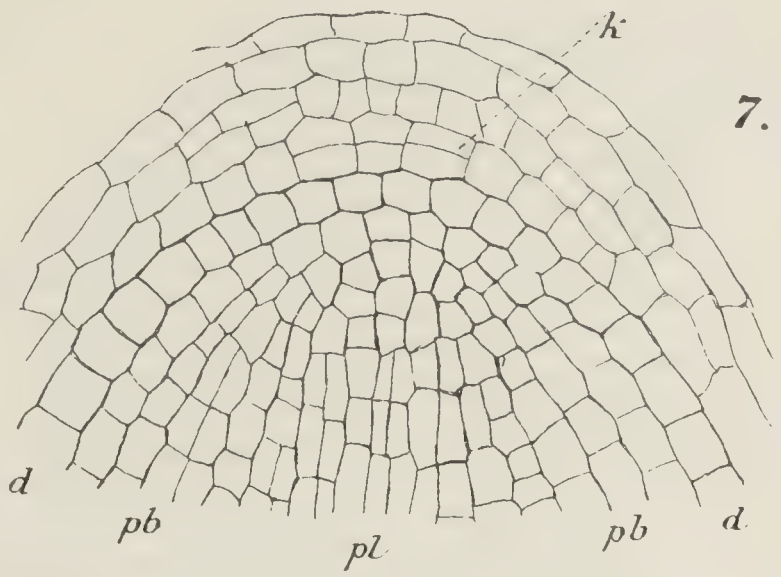
Die Lakune der aufrechten Sprosse ist bei Keimpflanzen und den in der Regenzeit entwickelten Sprossen weit, und deren mit Interzellularräumen versehene Rindenschicht ist wenig verdickt. Das Rhizom aber hat eine enge Lakune. Die Epidermis sowie die angrenzenden Rindenschichten sind dem xerophilen Charakter der Pflanze entsprechend stark kutikularisiert. Solche Pflanzen erscheinen daher in getrockneter Form gelb, als Alkoholmaterial aber dunkelbraun.

Die Blätter der Keimpflanzen, vielleicht auch der in der nassen Periode entwickelten Sprosse sind größer als die der älteren Pflanzen. Sie stehen in vier Zeilen alternierend, sind gleichgestaltet lanzettlich; am Rhizom und an den unterirdischen Wedelteilen aber sind sie unregelmäßig ausgefranste Niederblätter. Das Mesophyll besteht bei den Lichtblättern aus lockerem Schwammparenchym mit unregelmäßigen namentlich an der Unterseite großen Interzellularen. Die Blattepidermis

der Ligularseite hat größere Zellen als die andere. Spaltöffnungen kommen nur auf der Aligularseite vor.

Wurzelträger treten nur an den Auszweigungen des Rhizoms auf. An den Verzweigungen der aufrechten Sprosse sind sie rudimentär. Ihre Anlage und ihr Wachstum zu prüfen, gestattete mir das Material nicht, doch dürften sie hierin mit denen von S. Lyallii übereinstimmen. Epidermis und angrenzende Rindenschichten sind wie bei den Sprossen stark sklerenchymatisch verdickt. Mit ihrem kollateralen monarchischen Bündel und in ihrem sonstigen Bau unterscheiden sie sich nicht von anderen Wurzelträgern. Sie erreichen, obgleich sie ganz unterirdisch wachsen, an dieser kleinen Pflanze die ansehnliche Länge von etwa 6 mm.

Die Wurzeln. Da dem Scheitel der Sprosse dieser Pflanze eine Scheitelzelle fehlt, so entbehrt diese auch der Wurzelscheitel bei seinem Aufbau. Man findet hier das gleiche Wurzelwachstum mit drei gesonderten Initialgruppen vor, wie ich es für S. Lyallii feststellte (Fig. 7). Ein Dermatogen als äußerste Meristemlage des eigentlichen Wurzelkörpers überzieht auch hier als einzellige scharf abgegrenzte Schicht den Wurzelkörper und trennt das Kalyptropen mit seinen Initialen von ihm. Periblem und Plerom wachsen mit gemeinsamen Initialen.



7.

Fig. 7. Medianer Längsschnitt durch einen Wurzelscheitel. *k* Kalyptrogen, *d* Dermatogen, *pb* Periblem und *pl* Plerom. Vergr. 550.

Auch die Verzweigungen der Wurzel gehen in derselben Weise wie bei S. Lyallii vor sich. Nur fand ich hier, daß zuweilen von solchen Verzweigungen die geringere nicht über ihre Anlage hinaus gefördert wird, sondern als ruhende Wurzelanlage zurückbleibt (so in Fig. 8), um vielleicht später unter günstigen Umständen als „Pseudoadventivwurzel" hervorzutreten. Die Wurzeln mit solcher ruhenden Anlage bilden ein Knie, dessen äußerer Scheitel die junge Wurzelanlage ausmacht. Solche Anlage zeigt deutlich die drei gesonderten Initialgruppen, und ihre Zellen sind mit dichtem Plasma und größeren Zellkernen ausgestattet.

Die Wurzeln von S. Preissiana sind rhizoidlos und weisen nur dünnwandige Rindenelemente auf. Epidermis und Hypodermis finden

sich deutlich gesondert und schwach verholzt vor. Zwei oder drei weite Parenchymzelllagen und eine gut ausgebildete schwach verholzte Endodermis bilden die Rinde (Fig. 8). Das Wurzelbündel ist zwar das gewöhnliche axile monarche in kollateraler Anordnung, allein mit der bemerkenswerten Eigentümlichkeit, daß sich zentral ein oder zwei auffallend weite, mehr als den halben Bündeldurchmesser erreichende Treppentracheiden aufbauen und die anderen Elemente des Bündels wenig entwickelt werden.

Alle Wurzeln der Pflanze sind verpilzt. Man kann an ihnen leicht feststellen, daß der endophytische Pilz an verschiedenen Stellen in die

Fig. 8. Längsschnitt durch ein älteres Wurzelstück. *w* zurückgebliebene Anlage einer dichotomischen Auszweigung der Wurzel, *e* Epidermis, *h* Hypodermis und *en* Endodermis, *p* der Eintritt eines endophytischen Pilzes in die Wurzel. Vergr. 225.

Wurzel eingedrungen ist (*p* in Fig. 8). Die beiden äußeren Zelllagen durchwächst er meist flüchtig, aber in dem Wurzelparenchym besetzt er Zelle für Zelle und füllt sie mit seinen Hyphen aus. Ich finde die Pilzelemente, soweit dies in dem Alkoholmaterial zu erkennen war, in zweierlei Form in diesen Zellen vor. Meist ist es ein degeneriertes gelbliches Pilzkonglomerat, welches den vergrößerten Zellkern umschließt. In anderen Zellen trifft man aufgetriebene weite, zum Teil auch enge, und im Querschnitt gesehen, dickwandige Hyphen an. Soger die Endodermis führt zuweilen Pilzmycel, und dann traf ich solches einige Male in den weiten Tracheïden des Xylems an.

* * *

S. Preissiana ist eine recht charakteristische xerophile Pflanzenform, welche mit deutlichen Schutzmitteln gegen unnötigen Wasserverlust versehen ist. Dies lassen die Umbildung des zweiten Gabelastes zu einem im Boden wachsenden Rhizome, die gedrängte Stellung

der kurzen, eiligst zu Ähren auswachsenden Sprosse mit schmallanzettlichen ganzrandigen Blättchen erkennen. Auch das Wachstum der Organe des Pflänzchens ohne Scheitelzelle, das stark kutikularisierte Hautsystem an den aufrechten Sprossen, dem Rhizome und den Wurzelträgern sind Merkmale dafür. Endlich dürfte die rhizoidlose Pilzwurzel dies andeuten, welche, wo sie auftritt, nach Stahl[1]) Zeugnis für einen in ihrem Haushalte sparsamen Wasserverbrauch ablegt. Bemerken will ich schließlich noch, daß sich Stärke nur in den Schließzellen der Spaltöffnungen vorfindet, während S. spinulosa mit ebenfalls rhizoidloser Pilzwurzel nach Stahl keine Spur von Stärke erkennen läßt.

1) Stahl, Der Sinn der Mycorrhizenbildung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1900, Bd. XXXIV, Heft 4.

Der Aufbau des Sprosses bei *Przewalskia tangutica* Maximowicz.

(Kleine Beiträge zur Kenntnis der Solanaceen Nr. 1)

Von **Adolf Pascher.**

(Aus dem botanischen Institute der deutschen Universität zu Prag.)

(Mit 4 Abbildungen im Text.)

Bei den Untersuchungen über die eurasischen Solanaceen, insbesondere über die Hyoscyamineen ergeben sich häufig morphologische und biologische Tatsachen, die an und für sich nicht immer neu, dennoch nicht selten einzelne unbekannte, oft verwertbare Einzelheiten zeigen.

Diese Einzelheiten können nun in den Abhandlungen über die Phylogenie und Verwandtschaftsverhältnisse der einzelnen Gruppen nicht immer Aufnahme finden. Deshalb möchte ich sie, soweit sie sich auf die von mir bearbeiteten Solanaceen beziehen, als „Kleine Beiträge zur Kenntnis der Solanaceen", die in zwangloser Reihenfolge entsprechend dem Fortgange der systematischen Studien erscheinen sollen, zusammenfassen.

Der vorliegende erste Beitrag bezieht sich auf den Sproßaufbau bei *Przewalskia tangutica* Max.

Die derzeitige Auffassung der Solanaceensympodien basiert auf den Arbeiten Wydler's (Bot. Ztg. 1844; Flora 1851, 1857, 1859, 1866 u. a.), Eichler's (Flora 1869, Blütendiagramme I, 199), Warning's (Bot. Tidskrift 1869) und Celakowskys (Böhmisch. Akad. der

Wiss. 1884). — Schön und übersichtlich findet man die wichtigsten Sproßtypen in Eichlers Blütendiagrammen und in Wettsteins Bearbeitung der Solanaceen in den Nat. Pflanzenfamilien, IV. Teil, 3, dargestellt. — Eine abweichende Auffassung vertritt Vito *Della ramificazione nelle Solanacee* (Boll. d. soc. dei Naturalisti in Napoli 1895, ser I, vol. 9, pag. 38—39); nach ihm kommen die extraaxillären Blüten und Blütenstände durch das Nicken der plötzlich verjüngten Achse zustande.

Herrn Prof. Warming bin ich für seine liebenswürdig zugesandte, sonst schwer zugängliche Arbeit über den Sproßbau bei *Scopolia* zu herzlichstem Dank verpflichtet.

Der Sproß der meisten Solanaceen zerfällt nach der geläufigen Ansicht in zwei Teile: der rein vegetative untere Teil des Sprosses besitzt wechselständige Blätter und ist im wesentlichen monopodial gebaut, der inflorescentiale Teil, die blütentragende Region des Sprosses dagegen ist typisch sympodial und zwar unter mannigfachster Ausbildung der einzelnen Seitensprosse. Im allgemeinen erfolgt die Bildung der Sympodien der fertilen Region in der Weise, daß die Hauptachse mit einer Blüte abschließt und die Seitenachsen die weitere Führung des Sympodiums übernehmen. An diese Seitenachsen wachsen nun die Tragblätter gewöhnlich bis zur Angliederung neuer Seitenachsen der Länge nach an. Die Seitenachse erster Ordnung schließt wieder mit einer Blüte, unter welcher neue Seitenachsen angelegt sind, die sich dann neuerdings wie die Seitenachsen erster Ordnung verhalten. In dieser Weise bildet sich das Sympodium des fertilen Sproßteiles aus.

Aus dem Umstande nun, daß sich bei den einzelnen Gattungen die einzelnen Seitenachsen nicht gleich verhalten, entweder alle (z. B. zwei) in wiederholt gleicher Weise am Aufbau des Sprosses beteiligt sind (*Datura, Physalis*), — oder nur immer eine Seitenachse gefördert ist und die Führung des Sympodiums übernimmt — oder das Sympodium wickelartig sich zusammensetzt, indem die eine Seitenachse völlig reduziert ist und sich nur abwechselnd die eine oder die andere der beiden Seitenachsen entwickelt (*Atropa, Scopolia, Atropanthe, Anisodus* u. v. a.) — aus all dem ergeben sich die oft auffallenden und voneinander abweichenden Sproßverbindungen der Solanaceen.

Dadurch kommen auch die an der Basis der einzelnen Stockwerke des Sympodiums gehäuften Blätter (meist Blattpaare), die extraaxillären ungestützten Blüten und Blütenstände und andere morphologischen Eigentümlichkeiten der Solanaceen zustande.

Ich möchte nun im folgenden den Aufbau der Sprosse resp. der Sympodien bei *Przewalskia* schildern, der im wesentlichen mit den bereits bekannten Fällen übereinstimmt, im einzelnen jedoch morphologisch interessante Details zeigt, die uns die Entstehung der Sympodien an dieser Pflanze mit besonderer Klarheit erkennen lassen.

Przewalskia tangutica Maximowicz ist eine chinesische Solanacee[1]) aus der Gruppe der Hyoscyamineen, besitzt also Deckelkapseln. Ihr kräftiger Wurzelstock (ob sympodial, konnte ich an dem getrockneten Materiale nicht sicher feststellen), der oft wie bei *Mandragora* zerteilt und gespalten ist, erzeugt jedes Jahr oberirdische Sprosse, von denen ein Teil gewöhnlich reduziert und knospenartig bleibt, der andere Teil aber auswächst. Letztere besitzen einen kräftigen, dicken, zur Blütezeit verkürzten, später aber bis 15 cm verlängerten Stengel. Im unteren Teile ist dieser mit schuppenartigen, spatelförmigen, reduzierten Blättern besitzt, die deutlich schraubig stehen (vgl. Fig. 3)[2]). Dann verlängern sich weiter oben hin die Blätter, werden langgestielt (der Stiel ist oft 3—4mal länger als die längliche, bis verkehrt eilängliche Spreite) und sind auf der Oberseite des breitgeflügelten Blattstieles stark rinnig; der Rand ist wellig, das ganze Blatt mit starken Drüsenhaaren besetzt, der Rand selber drüsig-wimperig. Ganz oben sind die Blätter wieder schnell verkleinert und recht gehäuft. Die ganze Pflanze hat dadurch ein büscheliges Aussehen.

Bereits die unteren Blätter tragen in ihren Achseln kleine Knöspchen, reduzierte Sprosse (Fig. 4 *n*, *k*); an den weiter oben stehenden Blättern bilden sich diese Knospen zu Seitenachsen aus, welche die einzelstehenden Blüten tragen.

Wie nun für die meisten Solanaceen das teilweise Verwachsen der Seitenachsen mit ihren Tragblättern charakteristisch ist, so zeigt auch *Przewalskia* diese Verhältnisse, aber mit ganz einzig dastehender Deutlichkeit.

Da der Blattstiel breitgeflügelt ist, so ist hier die Verwachsung der Blätter mit den in ihren Achseln gebildeten Seitensprossen ganz auffallend.

1) Ich bin dem Herrn Geheimrat Prof. Dr. Fischer v. Waldheim, Direktor des Kais. Bot. Gartens zu St. Petersburg und Herrn Geheimrat Dr. Borodin, Direktor des Museums der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften für die liebenswürdige Zusendung des seltenen und spärlichen Materials sehr zu Dank verpflichtet.

2) Das getrocknete und gequetschte Material ließ trotz sorgfältigster Behandlung die nähere Formel für die Blattstellung nicht entnehmen.

Die breiten Ränder des Blattstieles legen sich nämlich um die einzelnen Glieder der Seitenachse herum, und zwar bei den Seitenachsen erster Ordnung halb, doch so, daß die Ränder des Blattstieles erkennbar bleiben, bei den Seitenachsen höherer Ordnung aber oft völlig, so daß das Stengelglied völlig von den vorne miteinander verwachsenen Blattstielrändern eingehüllt ist (Abb. I, T_1, T_2, Lt; Abb. II, B, T; III, A, B).

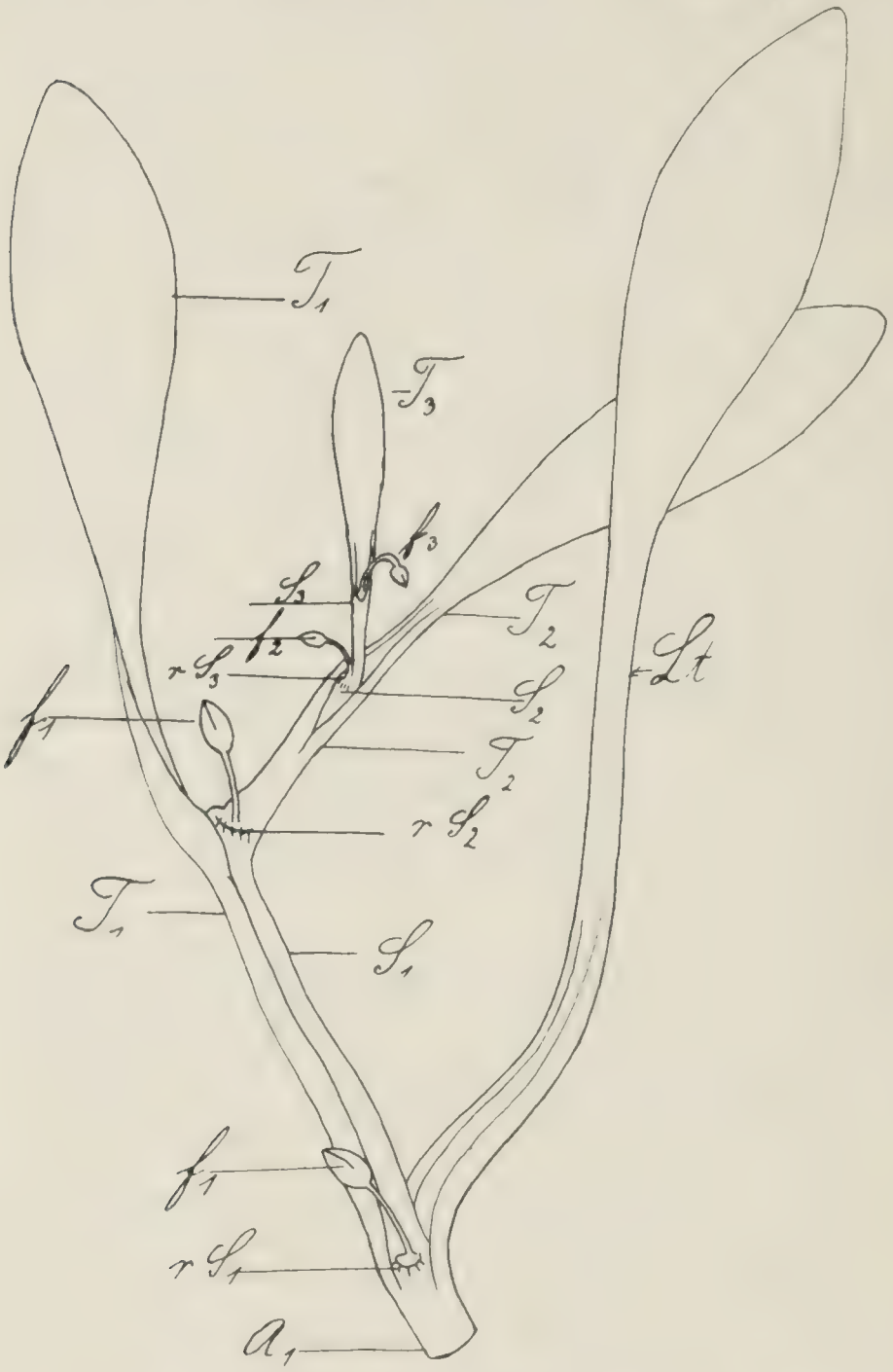


Fig. 1. Sympodium mit sterilen Blüten und daher verlängerten Internodien. *Lt* das Laubblatt der Hauptachse, das mit dem Blattstiele an die aus seiner Blattachsel entspringenden Seitenachse *a* anwächst; *f* die Blüte, mit der *a* abschließt; rS_1 und S_1 die beiden Seitenachsen nächster Ordnung, die unter der die relative Hauptachse *a* abschließenden Blüte *f* entstehen, vor denen rS_1 reduziert und ohne Tragblatt ist, S_1 aber die Führung des Sympodiums übernimmt und an das Tragblatt T_1 anwächst; f_1 die Blüte, mit der S_1 abschließt; rS_2, S_2 die beiden Seitenachsen nächster Ordnung; rS_2 die reduzierte; S_2 entwickelte, die ganz vom Blattgrunde seines Tragblattes T_2 eingeschlossen ist und mit f_2 abschließt; rS_3, — S_3 die unter f_2 entstehenden Seitenachsen dritter Ordnung, von welchen S_3 ganz vom röhrenförmig geschlossenen Blattstiel seines Tragblattes T_3 eingehüllt ist und mit den scheinbar blattständigen f_3 schließt.

Die Achse erster Ordnung (*a* aller Abbildungen) schließt mit einer Blüte ab; da nun in dieser Höhe das bis hierher verwachsene als Tragblatt dienende Laubblatt frei wird und mit dem starkrinnigen Blattstiele abbiegt, so wird das unvermittelte Abenden der Seitenachse recht auffällig (vgl. Abb. I in der Höhe von rS_1; Abb. II *b* in der Höhe von rS_1).

Den weiteren Aufbau des Sympodiums bewirkt (vgl. Abb. I) nur eine Tochterachse (S_1), die unter der die Achse a_1 abschließenden Blüte (f_1) aus der ersten Ordnung hervorgeht. Die Basis dieser Seitenachse

zweiter Ordnung wird vom Tragblatt der Seitenachse erster Ordnung zum Teil eingehüllt, die Seitenachse zweiter Ordnung selber aber von ihrem Tragblatt begleitet, dessen breitgeflügelter Stiel mit ihr völlig verwächst, so daß die Achse oft nur am Grunde einer freigebliebenen Rinne, der genäherten Blattstielränder, oft aber überhaupt nicht mehr von außen zu sehen ist, da die Blattstielränder miteinander der Länge nach verwachsen

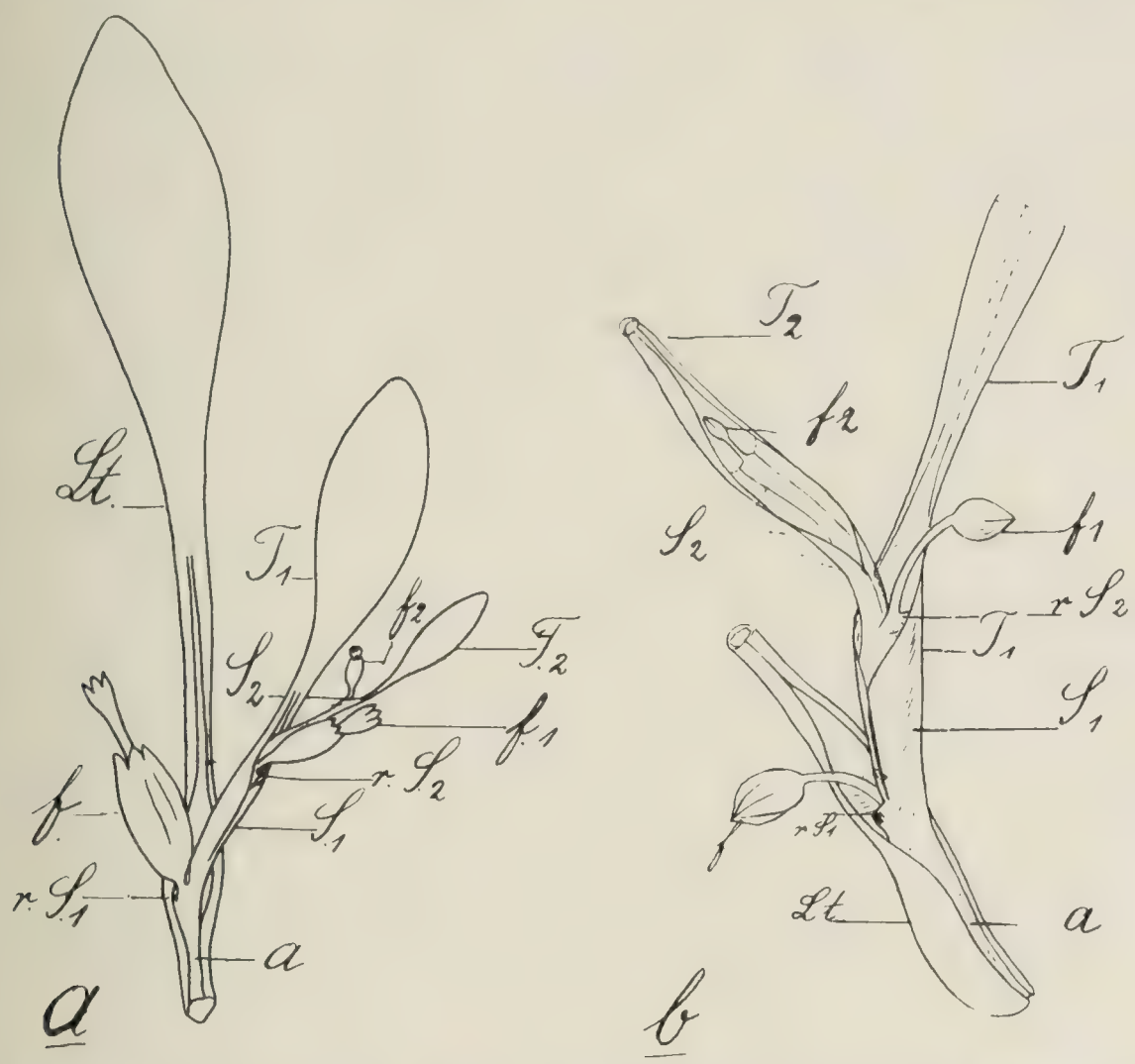


Fig. 2. *b* ein Sympodium mit fertilen Blüten und daher mehr gestauchten Internodien. Bedeutung der Buchstaben wie bei *b*; *b* die Stengelpartie eines Sympodiums mit sterilen Blüten; *Lt* das als Tragblatt der ersten relativen Hauptachse *a* dienende Laubblatt, das weitgehend mit *a* verwächst; rS_1, S_1; rS_2, S_2 die aufeinanderfolgenden Seitenachsenpaare, von denen rS_1, rS_2 reduziert sind; S_1, S_2 jedoch den Aufbau des Sympodiums übernehmen; *f*, f_1, f_2 die Blüten, mit welchen die Achsenglieder *a*, S_1, S_2 des Sympodiums abschließen; T_1, T_2 die Tragblätter, die mit den von ihnen geschützten Seitenachsen S_1, S_2 fast völlig verwachsen. Das Tragblatt T_2 ist im Gegensatz zu T_1, das seine Seitenachse röhrenförmig umgibt, im Gegensatze zu andern Sympodien mehr flach geblieben; die Achse S_2 liegt leistenartig seinem Blattstiel auf und schließt mit der scheinbar blattstielständigen Blüte f_2 ab.

und eine geschlossene Röhre bilden, an deren Innenraum die Seitenachse mehr oder weniger angewachsen ist (Abb. I, T_1; Abb. II *b*, S_1, T_1; Abb. III, *B*, Sa_1).

Auch diese Seitenachse schließt mit einer Blüte ab, die dem oberen abgestutzten Ende der Seitenachse förmlich aufgesetzt erscheint (Fig. 1 f_1. 2 *b*, f_1, 3 *B*, *f*). Unter dieser abschließenden Blüte geht gewöhnlich

noch eine Seitenachse der nächsten Ordnung hervor, unter deren Blütenabschluß oft noch eine vierte. Diese Seitenachsen werden aber stufenweise immer kürzer, sind meist völlig von den röhrenförmig zusammengewachsenen Blattstiel eingehüllt und lassen die Endblüten aus der Rinne der Tragblattstiele heraussehen, so daß es den Anschein hat, als entspränge die Blüte dem Blattstiele (Fig. 1 S_2, S_3, Fig. 2 *B*, Fig. 3 *A*, *B*).

Die ganze Konfiguration des Sympodiums hat demnach scheinbar monochasischen Aufbau, es entspringt dem bloßen Anscheine nach unter der abschließenden Blüte der relativen Hauptachse nur immer eine Seitenachse. In Wirklichkeit liegt aber bei den blattwinkelständigen Sympodien der Laubblätter ein dichasischer Grundriß vor. Es findet sich nämlich neben jeder Blüte in jedem Stockwerke das Sympodium, relativ symmetrisch zu der Führung nehmenden Seitenachse ein kleiner vortretender Wulst, der immer deutlich bemerkbar ist, hier und da sogar höckerförmig vorspringt (vgl. rS_1, rS_2, rS_3 aller Figuren).

Dieser kleine vorspringende Wulst ist die zweite Seitenachse, die Bruderachse der Führung nehmenden Seitenachsen und ihr genetisch völlig gleichwertig. Sie hat aber nicht nur die Sproßpartie zu diesem kleinen Höcker reduziert, es ist auch das zu ihr gehörige Tragblatt ausgefallen, so daß wir am Grunde jedes einzelnen Stockwerkes nicht gepaarte Blätter, wie bei anderen Solanaceen, mit reduzierten zweiten Seitenachsen (*Scopolia, Anisodus, Atropa* usw.), sondern nur einzelne vor uns haben.

Demnach ist auch *Przewalskia,* trotz des auf den ersten Blick scheinbar monochasialen Aufbaues, im allgemeinen nach dem dichasialen Schema der meisten Solanaceen aufgebaut: Abschluß der relativen Hauptachse mit einer Blüte; Bildung von zwei Seitenachsen unterhalb dieser Blüte: Reduktion der einen Seitenachse; Aufbau des nächsten Stockwerkes durch die eine nichtreduzierte Seitenachse, die ebenfalls mit einer Blüte abschließt, und zwar wieder zwei Seitenachsen; eine entwickelte und eine reduzierte ausgliedert, von denen die entwickelte in gleicher Weise die Weiterführung des Sympodiums besorgt.

Die Tragblätter der entwickelten Seitenachsen nehmen in aufsteigender Reihenfolge ab, so daß sie nie das erste unterste Laubblatt an Länge überragen (Fig. I). Im Vereine mit dem ohnehin gestauchten Wuchs und den oben gehäuften Laubblättern des Stengels trägt auch diese Eigenschaft der Tragblätter zu dem schopfig-büscheligen Aussehen der Pflanze bei. — Von den Hyoscyamineen besitzt nur die Gattung

Hyoscyamus einen ähnlichen Sproßaufbau der infloreszentialen Region. Auch bei *Hyoscyamus* ist die eine Seiteachse ausgefallen, mit ihr ist auch das Tragblatt verschwunden, so daß wir bei *Hyoscyamus* einzeln stehende, mehr oder minder in einer Reihe angeordnete Blüten und zwei ziemlich unregelmäßige Reihen von meist nach einer Seite gewendeten Blättern haben. Bei *Hyoscyamus* bilden sich jedoch die aufeinanderfolgenden Blätter nicht in der Weise zurück wie bei *Przewalskia*, außerdem besitzt ja *Przewalskia* noch deutliche Rudimente der

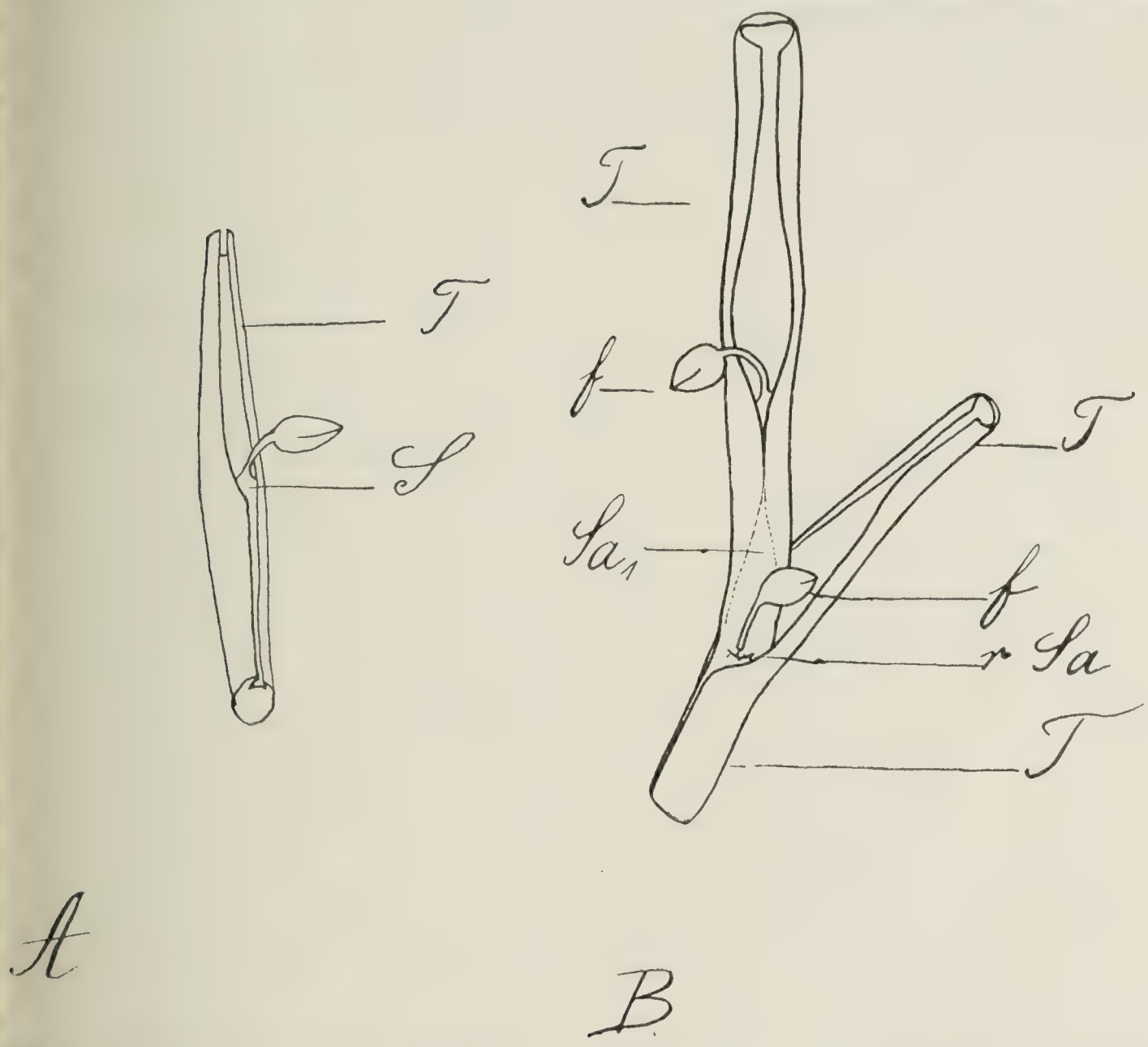


Fig. 3. Das oberste, resp. die beiden obersten Stockwerke eines Sympodiums, deren Stengelteile fast völlig von den röhrenförmigen Blattstielen ihrer Tragblätter eingehüllt werden. Bedeutung der Buchstaben wie früher.

ausgefallenen zweiten Seitenachse, und dann gliedert bei *Przewalskia* die Hauptachse der Pflanze allem Anscheine nicht selber in Sympodien aus, sondern die Sympodien scheinen auf die achselständige Sprosse der Laubblätter beschränkt zu sein.

Daß die einzelnen Achsen des Sympodiums mit den verbreiterten Blattstielen verwachsen, erwähnte ich bereits. Diese Verwachsung geht oft soweit, daß das betreffende Achsenstück ganz in der durch die Ver-

wachsung der Blattstielränder gebildeten Röhren geborgen ist, und nur die abschließende Blüte aus der Röhre heraussteckt (Fig. I f_3, II *b*, III *B*). Besonders interessant sind nun jene Fälle, wo der geflügelte Blattstiel nicht zu einer Röhre verwächst, sondern flach bleibt; dann ist die Seitenachse leistenartig an die Rippe des Blattstieles angewachsen und die abschließende Blüte sitzt dann scheinbar der Blattrippe auf (vgl. Fig. 2 *B*, f_2).

Im übrigen geben die Textfiguren über die speziell bei *Przewalskia* klaren Verwachsungen deutlich Aufschluß.

Derartig gebaute Sympodien tragen nun alle Laubblätter mit Ausnahme der untersten, die am Grunde nur eine kleine Knospe bergen.

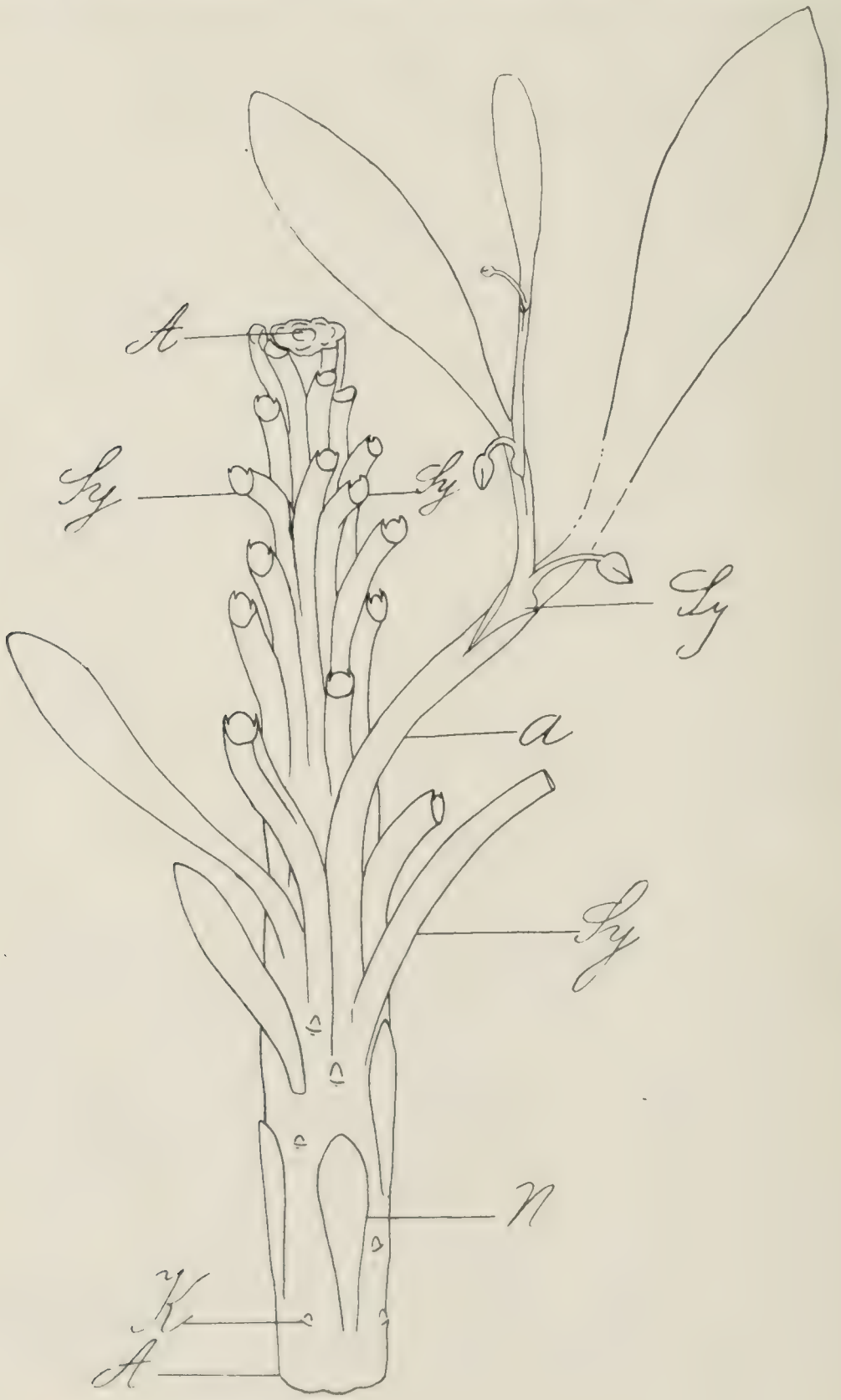


Fig. 4. Der Sproß von *Przewalskia*.

A die durchgehende Hauptachse, an welche die vorbeschriebenen sympodial aufgebauten Seitenachsen *Sy* (nur eine ist ausgezeichnet, die anderen sind abgeschnitten gedacht) mit ihrem untersten Gliede mehr oder minder der Länge nach anwachsen. *N* die Niederblätter, die in ihren Achseln keine Sympodien, sondern nur kleine Knospen tragen.

Während die Sympodien der mittleren Laubblätter die einzelnen Glieder deutlich erkennen lassen, sind die der obersten Laubblätter recht gestaucht und machen die ganze Pflanze schopfig und dicht beblättert.

Ebenso gestaucht sind jene Sympodien, die fertile Blüten tragen (vgl. Fig. 2, *A*). Zum Studium eignen sich am besten solche Sprosse, die verkümmerte kleine Blüten tragen; diese sind im Längenwachstum relativ gefördert und haben deutliche Internodien. Da die Laubblätter schraubig stehen, sind auch die ihren Achseln entspringenden sympodialen Seitenachsen schraubig um den Hauptstamm angeordnet.

Nun tritt aber noch folgender merkwürdige Umstand dazu. Das basale Glied des Sympodiums, die Achse erster Ordnung (*a*), das mit dem Stiel des als unterstes Tragblatt fungierenden Laubblattes verwachsen ist, steht nicht frei vom Stamme (der Hauptachse) der Pflanze ab, sondern ist der Länge nach ein Stück an sie angewachsen, und löst sich erst dann von der Hauptachse ab [1]). Da nun diese sympodialen Seitenachsen, entsprechend der Zahl der Laubblätter, in deren Achsel sie stehen, schraubig angeordnet sind und dicht aneinander stehen, so ist die Hauptachse der Pflanze bis hinauf von den angewachsenen Basalgliedern der sympodialen Seitenachsen dicht bekleidet und von ihnen verdeckt, so daß sie eigentlich nur knapp unter den Ansatzstellen der Laubblätter zu sehen ist, soweit die Basalglieder der sympodialen Seitenachsen nicht auch seitlich miteinander verwachsen und nicht bis zur Ansatzstelle der median darübergestellten Laubblätter des nächsten Blattumganges verwachsen sind (Fig. 4). Dadurch erhält auch der Stamm ein eigentümliches Aussehen, er ist der Länge nach mit dicht aneinander schließenden, vorspringenden Rippen bekleidet [2]).

Leider konnte ich bei dem Zustande des getrockneten und gequetschten Herbarmateriales einer Frage nicht nachgehen: Wie endet die Hauptachse? Die Laubblätter sind am oberen Ende der Achse recht gehäuft und klein, und tragen alle verkürzte und beblätterte Sympodien, infolgedessen steht an der Spitze der Stengel ein Knäuel kleiner Blätter, die, beim Pressen völlig zerquetscht, keine nähere Untersuchung ermöglichen.

---

1) Eine ähnliche Verwachsung von Sproßgliedern findet sich unter anderem auch bei einigen *Solanum*-Arten, wo der die relative Hauptachse abschließende cymöse Blütenstand ein Stück seines Stieles an die Arten nächst höherer Ordnung hinanwachsen läßt.

2) Inwieweit dieses Anwachsen der Basalglieder der Sympodien an die Hauptachse für die Pericaulomtheorie verwertbar ist, ist bei dem relativ spärlichen, getrockneten Materiale schwer zu sagen.

Es wäre von vornherein nicht ausgeschlossen, daß die Verwachsung der Sympodien mit der, wie jetzt angenommen, durchgehenden Hauptachse in anderer als der geschilderten Weise zustandekommt, nämlich dadurch, daß die Hauptachse frühzeitig abschließt und die nach unserer Ansicht gleichwertigen, schraubig stehenden Seitenachsen erster Ordnung wären dann Seitenachsen verschiedenster Ordnung, die an eine sympodiale relative Hauptachse angewachsen wären.

Letzteres scheint mir aber deshalb nicht recht wahrscheinlich, weil die Sympodien mit den zu ihnen gehörigen Laubblättern schon schraubig, völlig in Übereinstimmung mit den tieferständigen schuppenförmigen Niederblättern um die Hauptachse stehen, was nur bei einer monopodialen, nicht aber sympodialen Hauptachse möglich ist. Außerdem fand ich nie Blüten, die als Abschluß von sympodialen Gliedern der Hauptachse zu deuten gewesen wären.

Trotz dieser nicht ganz sicher gestellten Einzelheiten zeigt uns *Przewalskia* doch in seinem Aufbau nicht uninteressante Details in der Ausbildung resp. Reduktion der Seitenachsen, und dann ferner in der Verwachsung der Seitenachsen mit ihren Tragblättern, die in derartiger Klarheit wohl nur bei wenigen Solanaceen zu sehen ist.

Prag, Mitte August 1909.

Versuche über die Widerstandsfähigkeit gewisser Medicago-Samen (Wollkletten) gegen hohe Temperaturen.

Von **O. Schneider-Orelli.**

(Aus der pflanzenphysiologischen und -pathologischen Abteilung der Schweizerischen Versuchsanstalt in Wädenswil.)

Eines der schönsten Beispiele für die Verschleppung von Pflanzensamen durch Tiere liefern jene Medicago-Arten, deren Früchte als Wollkletten oder Ringelkletten in der Wollindustrie allgemein bekannt sind. Die Früchtchen dieser Schneckenkleearten bleiben mit Hilfe zahlreicher, oft hackenförmig gebogener Stacheln in dem Wollkleid der vorbeistreifenden Schafe hängen. Viele Früchtchen verwickeln sich dabei so fest mit den Wollhaaren, daß sie nicht mehr abfallen können und oft ganz verfilzt aussehen.

Nach der Schafschur kommen die Medicago-Früchte mit der exportierten Schafwolle in den Handel und können in der Wollweberei zu unliebsamen Betriebsstörungen Anlaß geben, indem sie ein häufiges Zerreißen des Webfadens verursachen. Um diesem Übelstande abzuhelfen, hat die Wollindustrie zur Karbonisierung der Schafwolle gegriffen. Da keine andere Möglichkeit besteht, die Wollkletten zu entfernen, wird solche klettenhaltige Schafwolle mit Schwefelsäure behandelt, wodurch die Hülsen zerstört werden. Diese Wollkletten sind in dem Haarkleid der Schafe gewisser Gegenden so regelmäßig vorhanden, daß der Wolltechniker aus ihrem Vorhandensein oder Nichtvorhandensein direkte Schlüsse auf die Herkunft der betreffenden Wolle zu tun vermag. Während die Ringelkletten in deutscher Schafwolle beispielsweise stets fehlen, enthalten die südamerikanische und australische immer bedeutende Mengen. Die folgende interessante Beobachtung, welche in einem Fabrikbetriebe in Wädenswil an solcher klettenhaltiger Schafwolle gemacht wurde und für deren Mitteilung ich Herrn Färbereileiter Leidgens sehr zu Dank verpflichtet bin, veranlaßte mich zur Vornahme einiger Versuche über die Widerstandsfähigkeit von Medicago-Samen gegen hohe Temperaturen.

Es hatte sich nämlich herausgestellt, daß in einem Posten frisch gefärbter Wolle, welche ausnahmsweise einige Tage feucht liegen blieb, zahlreiche Samen von Wollkletten gekeimt hatten. Der Reinigungs- und Färbeprozeß hatte dieselben nicht abzutöten vermocht. Dies war

um so bemerkenswerter, als diese technischen Verfahren recht komplizierter Art sind.

Die überseeische Schafwolle wird schon bei ihrer Ankunft in Hamburg jeweilen einem vorläufigen Reinigungsprozeß unterworfen, indem sie während $^1/_2$ Stunde mit Sodalauge behandelt und dann wieder getrocknet wird. Nach kürzerer oder längerer Lagerung gelangt sie an ihren Bestimmungsort. In der Fabrik wird sie dann gefärbt, und zwar befindet sie sich dabei während mehr als $1^1/_2$ Stunden in siedendem Wasser, dem sukzessive größere Mengen von Salmiakgeist, Essigsäure, Alizarin-Chromfarben, Schwefelsäure und Chromnatron zugesetzt werden. Nachher ist die Wolle gereinigt und gefärbt und gelangt zum Trocknen in die Trockenapparate.

Im eben erwähnten Falle war die Wolle nun ausnahmsweise, wie schon gesagt, nicht sofort getrocknet worden, und da eine große Anzahl von Samén trotz $1^1/_2$ stündigem Aufenthalt in siedender Flüssigkeit lebend geblieben war, so fand sich die schwarz gefärbte Wolle nach einigen Tagen wie übersät mit blendend weißen Keimlingen.

Daß viele Pflanzensamen eine große Widerstandsfähigkeit gegen hohe Temperaturen besitzen, ist schon lange bekannt. Besonders in künstlich getrocknetem Zustande ist diese Widerstandsfähigkeit eine recht verbreitete. Ebenso bekannt ist aber auch die andere Tatsache, daß die Resistenz alsbald verschwindet, wenn die Samen Wasser aufnehmen. Gequollene Samen ertragen hohe Temperaturen nicht mehr. Das Überraschende im Verhalten dieser Wollklettensamen liegt weniger darin, daß sie überhaupt ein $1^1/_2$ stündiges Erhitzen auf Siedetemperatur ertragen, als vielmehr in dem Umstande, daß sie im Wasser liegend diese Temperatur zu ertragen vermögen und daß die dem Wasser beigefügten chemischen Stoffe ihnen nicht schaden. Der Grund dieser Erscheinung liegt in der Hartschaligkeit vieler dieser Samen, welche zur Folge hat, daß die Flüssigkeit am Eindringen verhindet wird [1]). Wenn Leguminosensamen gewisser, namentlich wildwachsender Arten in Wasser von gewöhnlicher Temperatur gelegt werden, so nehmen nicht alle dasselbe auf; ein Teil bleibt vielmehr nach den Beobachtungen von Nobbe [2])

1) Auch Pouchet beobachtete schon, daß Samen einer Medicago-Art noch keimfähig waren, nachdem sich dieselben 4 Stunden lang in siedendem Wasser befunden hatten. Pfeffer, dem ich diese Angabe entnehme (Pflanzenphysiologie, Bd. II, pag. 294, 1904), bemerkt dazu, daß diese Erscheinung offenbar auf der schwierigen Quellbarkeit der Samen beruht.

2) Nach L. Hiltner, Die Keimungsverhältnisse der Leguminosensamen und ihre Beeinflussung durch Organismenwirkung. (Arbeiten aus der Biolog. Abteil. f. Land- u. Forstwirtsch. am Kaiserl. Gesundheitsamte, Bd. III, pag. 29, 1903.)

unter Umständen selbst jahrzehntelang im Wasser unverändert. Sobald aber die Samenschale verletzt wird, so quellen die betreffenden, als hartschalig bezeichneten Samen und können noch einen normalen Keim bilden.

Als Mittel zur Beseitigung der Hartschaligkeit sind bekannt: 1. mechanische Verletzungen der Samenschale, 2. Behandlung der Samen mit heißem Wasser (allerdings vertragen nicht alle siedendes Wasser; bei hartschaligen Samen von Ulex europaeus wirkt z. B. eine Behandlung mit siedendem Wasser während 1—5 Sekunden nach Bruyning[1]) sehr günstig, während dieselben nach $^1/_4$—1 Minute langem Eintauchen ihre Keimfähigkeit fast vollständig verlieren) oder 3. nach Hiltner eine kürzere oder längere Einwirkung von konzentrierter Schwefelsäure, wodurch die Samenschale ebenfalls angegriffen und durchlässig gemacht wird (l. c. pag. 43). (Bei den Samen von Acacia Lophanta ist nach Hiltner eine Einwirkungsdauer der Schwefelsäure von 10—15 Stunden erforderlich; für andere Samen genügt $^1/_2$ Stunde, während 1 Stunde schon etwas weniger günstig einwirkt.)

Die Literatur über die Widerstandsfähigkeit der Pflanzensamen gegen hohe Temperaturen sowie über die Hartschaligkeit der Leguminosensamen ist eine sehr ausgedehnte; ich kann mich hier darauf beschränken, auf die Zusammenstellung der bisherigen Ergebnisse und auf die Literaturangaben in Pfeffer's Pflanzenphysiologie, Bd. II, 1904, pag. 293—295, sowie auf die schon zitierte vorzügliche Arbeit von Hiltner über die Keimung der Leguminosensamen, in welch letzterer die Wollkletten allerdings nicht behandelt werden, hinzuweisen.

Versuche, welche sich mit der Widerstandsfähigkeit der Medicago-Samen befassen, müssen zwei Faktoren berücksichtigen:

1. die Widerstandsfähigkeit der Samen gegen hohe Temperaturen an und für sich und

2. die Widerstandsfähigkeit der Samen gegen Flüssigkeiten von hoher Temperatur infolge ihrer Hartschaligkeit.

Die Medicago-Samen, mit welchen die im folgenden mitgeteilten Versuche ausgeführt wurden, sammelte ich zu verschiedenen Malen in stark klettenhaltiger südamerikanischer Schafwolle in der Fabrik. Da diese Wolle Früchte verschiedener Medicago-Arten enthielt und es mir nicht möglich war, einzig nach den Früchten die verschiedenen Arten immer mit Sicherheit auseinander zu halten, so brachte ich die gesammelten Medicago-Samen für jeden einzelnen Versuch jeweilen zuerst

1) Hiltner, l. c. pag. 42.

zusammen und verwendete dann Durchschnittsproben. Alle Samen waren wahrscheinlich wenigstens 4 Jahre alt. Die Keimlinge wurden in Blumentöpfe gepflanzt und konnten einige Monate später nach ihren Blüten und Früchten bestimmt werden. Wie aus diesen Kulturversuchen hervorging, setzten sich die Ringelkletten dieser südamerikanischen Schafwolle aus drei Medicago-Arten zusammen, die ich an Hand der mir zur Verfügung stehenden Literatur als die ursprünglich mediterranen Medicago arabica (L.) All., M. hispida var. denticulata (Wild) Urban und M. minima (L) Bartalini bestimmte[1]). Von den Samen, welche in den Versuchen 1 und 2 zur Verwendung kamen, gehörten etwa die Hälfte zu M. denticulata, $^3/_{10}$ zu minima und $^2/_{10}$ zu arabica; in den Versuchen 3—7 waren dagegen $^4/_5$ denticulata und je $^1/_{10}$ arabica und minima.

Nun die wichtigsten Angaben aus dem Versuchsprotokoll.

Versuch 1. 21 Medicago-Samen wurden in einem Becherglas mit Wasser in den Autoklaven gebracht und hier unter Druck während $^1/_2$ Stunde einer Temperatur von 116—120° C ausgesetzt; 21 andere Samen kamen zur Kontrolle $^1/_2$ Stunde in Wasser von Zimmertemperatur. Nachher wurden alle Samen sofort in feuchtgehaltene Erde ausgesät. Von den erwärmten keimte 1, von den Kontrollsamen 3. Die Diskussion dieses Ergebnisses erfolgt gemeinsam mit demjenigen von Versuch 2.

In den folgenden Versuchen wurden die Samen nach der Behandlung gewöhnlich eine Nacht hindurch zum Aufquellen in Wasser gelegt und dann auf feuchtes Filtrierpapier unter eine Glasschale verbracht.

Versuch 2. Von je 100 Samen keimten diesmal ohne Erwärmen 32, nach $^1/_2$ stündigem Erhitzen auf 120° C in Wasser im Autoklav 1, nach 6stündigem Liegen in siedendem Wasser (98°) 8; dagegen erfolgte keine Keimung nach 1stündigem Erhitzen im Trockenschrank auf 120° (vorübergehend einmal 127°) und nach $^1/_4$ stündigem Liegen in Wasser von 130° im Autoklav.

Die Entwicklung derjenigen Pflanzen, welche aus den erwärmten Samen hervorgingen, war eine durchaus normale. Während in Versuch 2 aber bei den nicht erwärmten Samen mehr als $^3/_4$ der Keimlinge zu Medicago minima gehörten, gelangten aus den erwärmten Samen

1) Herr Dr. Volkart in Zürich hatte die Freundlichkeit, die Bestimmung an Hand der Medicago-Monographie von Urban nachzuprüfen, wofür ich ihm bestens danke. Nach seinen Angaben handelt es sich bei M. minima um var. compacta Neyraut.

ausschließlich M. denticulata und arabica zur Entwicklung. M. minima war demnach gegen siedendes Wasser weniger widerstandsfähig als die beiden anderen vorwiegend hartschaligen Arten.

Daß in diesen beiden ersten Versuchen von den nicht erwärmten Samen nur verhältnismäßig wenige zum Keimen gelangten, lag nicht etwa an der Keimungsunfähigkeit, sondern an der Hartschaligkeit der meisten Samen von M. denticulata und arabica. Dies ergibt sich in einwandfreier Weise aus

Versuch 3. Aus 60 gleichmäßig gemischten Samen wurden drei gleiche Teile A, B und C gemacht. Die Samen A ritzte ich mit einer Feile leicht an; die Portion B wurde nach der Hiltnerschen Methode $^1/_2$ Stunde in konzentrierte Schwefelsäure gelegt, um die Samenschalen durchlässig zu machen und C kam direkt ins Wasser. Alle Samen befanden sich dann 15 Stunden zum Aufquellen in Wasser. Von den angefeilten und von den mit Schwefelsäure behandelten Samen keimten je 17. Von der unbehandelten Portion C dagegen nur 3. Als die 17 ungekeimten Samen von C aber nachträglich auch noch angefeilt und dann nochmals in Wasser gelegt wurden, keimten davon noch 15. Die 3 Samen der Gruppe C, welche ohne weitere Behandlung keimten, lieferten zwei M. minima und eine M. arabica, von den 15 nachträglich erhaltenen Keimlingen gehörte dagegen kein einziger mehr zu M. minima; die Samen von Versuch 3 wie auch von den folgenden Versuchen gehörten, wie schon gesagt, nur zu etwa $^1/_{10}$ zu dieser Spezies.

Durch den Versuch wird bewiesen, daß die geringe Keimfähigkeit der unbehandelten Samen in den Versuchen 1 und 2 auf die Hartschaligkeit der meisten Samen von M. arabica und denticulata zurückzuführen ist.

Versuch 4. 100 Samen befanden sich während $7^1/_2$ Stunden in siedendem Wasser (98°). Nach dieser Zeit war ein großer Teil derselben vollständig verkleistert, etwa 50 waren nur gequollen und ein einziger unverändert. Keine einzige Keimung fand statt. Als ich den unveränderten Samen aber nachträglich noch angefeilt und ins Wasser gelegt hatte, keimte er. Daraus ist zu ersehen, daß die Samen im siedenden Wasser nur so lange lebensfähig bleiben, als sie ihre Hartschaligkeit behalten. Daß das Absterben von 99 % der Samen nur zum Teil auf die hohe $7^1/_2$ Stunden einwirkende Temperatur an und für sich zurückzuführen ist, in der Hauptsache aber vielmehr auf das allmähliche Eindringen des Wassers, geht aus den Versuchen 5 und 6 hervor.

Versuch 5. 25 angefeilte Samen wurden trocken 10 Stunden lang auf 98° C im Wassertrockenschrank erhitzt und dann 7 Stunden in Wasser gelegt. Es keimten 14. In parallelen Versuchen keimten von 25 angefeilten Samen nach 7stündigem trockenen Erhitzen auf 98° noch 18, nach nur 4stündigem Erhitzen 21. Selbst nach 17stündigem trockenem Erhitzen auf 100° keimten von 25 angefeilten Samen noch 7, lauter M. denticulata.

Daß eingedrungenes Wasser die Widerstandsfähigkeit der Samen ungemein vermindert, ergibt sich aus Versuch 6. 25 angefeilte Samen kamen zum Aufquellen 1 Stunde in Wasser von Zimmertemperatur, hierauf 10 Minuten in siedendes Wasser und dann wieder in Wasser von Zimmertemperatur zurück. Es erfolgte keine Keimung. 25 andere angefeilte Samen kamen für $^1/_2$ Stunde direkt in siedendes Wasser und hierauf in Wasser von Zimmertemperatur. Keiner vermochte mehr zu keimen, während nicht angefeilte, wie in den Versuchen 2 und 4 gezeigt wurde, stundenlang im siedenden Wasser am Leben bleiben können. Andere ähnliche Versuche ergaben übereinstimmende Resultate.

Versuch 7. Keine Keimung war mehr nachweisbar an je 25 Samen, welche a) $1^1/_2$ Stunden auf 120° im Trockenschrank, und b) während 10 Minuten auf 130° erhitzt wurden.

Aus diesen Versuchen geht als Bestätigung und Erweiterung der bisher bekannten Tatsachen hervor, daß gewisse Medicago-Samen, wie M. denticulata und arabica, eine bedeutende Widerstandsfähigkeit gegen hohe Temperaturen besitzen. Einige Samen entwickeln sich selbst nach 17stündigem ununterbrochenem Erwärmen auf 100° C oder nach $^1/_2$-stündigem Erhitzen auf 120° zu normalen Pflanzen. Eine wenn auch nur kurz andauernde Temperatur von 130° wirkte dagegen auf alle untersuchten Medicago-Samen tötlich ein. Infolge großer Hartschaligkeit ist ein, wenn auch kleiner Teil der Samen von Medicago denticulata und M. arabica zudem befähigt, einen $7^1/_2$stündigen Aufenthalt in siedendem Wasser (98° C) oder ein $^1/_2$stündiges Liegen in Wasser von 120° unter Druck zu ertragen. Nach stattgefundener Wasseraufnahme infolge von Verletzungen der Samenschale ist die Widerstandsfähigkeit dagegen nur noch gering.

Nach dem Gesagten gehören die Samen gewisser Wollklettenarten mit zu den widerstandsfähigsten Lebewesen, welche uns bekannt sind; von den Dauerformen gewisser Bakterien werden sie in ihrer Widerstandskraft gegen hohe Temperaturen allerdings noch übertroffen. Über die Bedeutung und „Zweckmäßigkeit“ der vielen Leguminosensamen

zukommenden Hartschaligkeit sind wir vorerst noch auf Vermutungen angewiesen.

Hiltner[1]) vertritt die Anschauung, daß viele Leguminosensamen eines solchen Schutzes bedürfen, weil sie sonst der Gefahr ausgesetzt seien, in durchfeuchtetem Zustande von Bodenorganismen vernichtet zu werden. Er stützt sich dabei auf die Beobachtung, daß viele andere Samen vollständig von Wasser durchtränkt jahrelang im Keimbett liegen können, ohne zu verfaulen, während Leguminosensamen, die aufgequollen sind, entweder binnen wenigen Tagen keimen oder dann durch Organismenwirkung vernichtet werden.

Übrigens haben zahlreiche Forscher schon bewiesen, daß die Hartschaligkeit einer bestimmten Samenprobe innerhalb verhältnismäßig kurzer Zeit beträchtlich zu- oder abnehmen kann.

1) Hiltner, l. c. pag. 34.

Über Säuregehalt und Säureresistenz verschiedener Wurzeln.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von **K. Aso**, Tokio.

Es ist bekannt, daß manche Pflanzen einen höheren Säuregehalt im Boden vertragen als andere, z. B. Kartoffeln gedeihen sehr gut auf saurem Hochmoorboden, aber nicht Gerste oder Weizen. Ferner verträgt die Haferwurzel mehr Säure als die Gerstenwurzel. Meine eigenen Versuche[1]) mit Reis, Gerste und Erbse haben mich überzeugt, daß sie im besten gedeihen bei neutraler Reaktion der Düngemittel.

Es war nun interessant zu untersuchen, ob diese verschiedene Resistenz vielleicht mit dem verschiedenen Säuregehalt der Wurzeln zusammenhängt. Wir wissen, daß in dieser Beziehung ebenfalls große Unterschiede existieren. Die Wurzeln von Lupinen und Buchweizen können nach Prianischnikow sogar Phosphorit verwenden, während Getreidearten dieses nicht können.

A. Meyer fand bei Wurzelfasern des Klees die Säuregrade stärker als bei den von Gramineen und Stoppelrüben, und bei diesen stärker als bei Flachs. B. Dyer beobachtete bei Gramineen, Compositen und Solanaceen nur halb so viel Acidität der Wurzel als bei Leguminosen, Cruciferen und Ranunculaceen. Man könnte vermuten, daß eine Wurzel

1) Bulletin of the College of Agric. Tokio Imp. Univ. 1906, Vol. VII, Nr. 1.

um so weniger Säure im Boden vertragen kann, je mehr sie selbst bereits Säure enthält, weil dann durch Addition von zwei Säurequellen ein zu hoher Säuregrad erreicht wird. Maxwell[1]) kultivierte verschiedene Pflanzen in einem Boden, welchen er mit einer 0,1 %igen und 0,2 %igen Zitronensäurelösung durchtränkt hatte, um die Resistenz gegen Säure zu beobachten. Er fand, daß verschiedene Crucifereen dadurch sofort zugrunde gingen, Lupinen, Bohnen und Wicken leisteten dagegen lange Widerstand, bildeten aber keinen Samen. Klee und Luzerne, ferner Weizen, Gerste und Hafer entwickelten sich nicht weiter. Mais wuchs besser, kam zum Blühen, aber bildete keinen Samen. Nur Perlhirse blieb in jeder Hinsicht normal. Gegen diese Versuche könnte man einwenden, daß die angewandte Zitronensäure im Boden bald durch Schimmelpilze verzehrt und oxydiert und je nach Umständen der Säuregrad im Boden mehr oder weniger rasch verändert wurde. Ich habe daher bei meinen Versuchen in dieser Richtung, statt die Zitronensäure in den Boden zu bringen, die Pflanzen in einem gewissen Entwicklungsstadium in 0,1 und 0,01 %ige Zitronensäurelösungen eingesetzt. Ich verwendete Solanum tuberosum, Hordeum sativum, Avena sativa, Lupinus lutens, Pisum sativum, Spinacia oleracea, Sinapis alba und Polygonum fagopyrum. Am 4. April wurden junge Pflanzen in die Lösungen eingesetzt und hierauf folgendes beobachtet:

0,1 %ige Zitronensäurelösung.

	Höhe der Pflanzen 4. April	7. April	11. April	13. April	18. April	24. April
Senf	cm 4—5	verwelkt	—	—	—	—
Gerste	10—12	normal	die Blätter vergelbt	die Blätter entfärbt	abgestorben	—
Hafer	12—15	die Blätter vergelbt	die Spitze der Blätter entfärbt	noch teilweise lebend	abgestorben	—
Erbse[2])	15—17	normal	die meisten Blätter gelb	teilweise verwelkt	abgestorben	—
Lupinen	5—6	etwas verwelkt	verwelkt	—	—	—
Buchweizen	7	normal	normal	normal	normal	noch lebend

1) Landwirtsch. Versuchsstat. 1898, Bd. L, pag. 325.
2) Die Kotyledonen waren abgeschnitten worden.

0,01 %ige Zitronensäurelösung.

	Höhe der Pflanzen 4. April	7. April	11. April	13. April	18. April	24. April
Senf	cm 4—5	etwas verwelkt	abgestorben	—	—	—
Gerste	10—12	normal	etwas kraftlos	die Spitze der Blätter entfärbt	die oberen Teile der Blätter entfärbt	noch kräftig
Hafer	12—15	normal	die Spitze der Blätter vergelbt	wie am 11.	wie am 13.	noch kräftig
Erbse	15—17	normal	normal	normal	die unteren Blätter verwelkt	noch kräftig
Lupinen	5—6	normal	normal	normal	normal	normal
Buch-weizen	7	normal	normal	normal	normal	normal

Die Kontrollpflanzen waren sämtlich gesund geblieben.

Bei der zweiten Versuchsreihe wurden am 19. Mai junge Pflanzen von einem etwas höheren Entwicklungsgrad in die Lösungen eingesetzt und folgendes beobachtet:

0,1 %ige Zitronensäurelösung.

	Höhe der Pflanzen 19. Mai	22. Mai	24. Mai	27. Mai	3. Juni	14. Juni
Senf	cm 5—6	Blätter gelb	ab-gestorben	—	—	—
Erbse	30—40	normal	teilweise verwelkt	abgestorben	—	—
Lupinen	10—15	normal	nur ein Blatt verwelkt	mehr verwelkt	abgestorben	—
Hafer	25—30	normal	normal	teilweise gelb	teilweise verwelkt	abgestorben
Kartoffel[1])	13—15	Blätter verwelkt	die Stengel kräftig	wie am 24. Mai	wie am 27. Mai	die Stengel zeigen noch Turgor
Buch-weizen	8—10	normal	normal	normal	teilweise verwelkt	abgestorben
Spinat	5—6	ab-gestorben	—	—	—	—

1) Die Knollen waren abgeschnitten worden.

0,01 %ige Zitronensäurelösung.

	Höhe der Pflanzen 19. Mai	22. Mai	24. Mai	27. Mai	3. Juni	14. Juni
Senf	cm 5—6	normal	Blättər etwas gelb	das zentrale Blatt allein lebend	abgestorben	—
Erbse	30—40	normal	normal	die unteren Blätter verwelkt	abgestorben	—
Lupinen	10—15	normal	nur ein Blatt verwelkt	ein Blatt noch nicht verwelkt	noch nicht verwelkt	noch lebend
Hafer	25—30	normal	normal	normal	normal	normal
Kartoffel[1])	13—15	normal	Blätter verwelkt	die Stengel lebend	wie am 27. Mai	wie am 27. Mai
Buchweizen	8—10	normal	normal	normal	normal	etwas entwickelt
Spinat	5—6	normal	abgestorben	—	—	—

Die Kontrollpflanzen waren auch hier normal geblieben.

Aus diesen Versuchen ergibt sich also, daß Citronensäure selbst bei 0,01 % noch sehr schädlich auf Spinacia, Sinapis und Pisum wirkt; etwas langsamer ist die Wirkung bei Lupinus, Hordeum, Avena und Solanum tuberosum. Im ganz jugendlichen Stadium einiger Pflanzen scheint etwas mehr Säure vertragen zu werden als später, wo Wurzelhaare gebildet sind und Chlorophyll im Blatt entwickelt ist.

Um den Säuregrad der Wurzeln zu bestimmen, hat man die Wurzeln zerrieben und den Saft titriert, während es offenbar das richtige wäre, lediglich die Wurzelhaare der Prüfung zu unterziehen, was allerdings große Schwierigkeiten darbieten würde. Etwas deutlicher würde der relative Säuregehalt der Wurzelhaare zum Ausdruck kommen, wenn man die Giftwirkung eines solchen Körpers auf die Wurzel vergleichen würde, dessen Wirkung um so rascher erfolgen würde, je mehr Säure in den Wurzelhaaren ist.

Es ist nun von verschiedenen Forschern beobachtet worden, daß Nitrite ein sehr starkes Gift für Pflanzen sind, während Nitrate bekanntlich bis zu 1 % und mehr in Stengeln und Wurzeln gespeichert werden können. Die Nitritgiftwirkung beruht offenbar darauf, daß die salpetrige Säure sehr leicht durch organische Säuren aus Nitriten in

1) Die Knollen waren abgeschnitten worden.

Freiheit gesetzt wird [1]) und dann die freie salpetrige Säure stark oxydierend auf das lebende Protoplasma wirkt. Deshalb wird ein Nitrit am raschesten Giftwirkung auf diejenigen Pflanzen ausüben, welche den höchsten Säuregehalt im Zellsaft der Wurzel aufweisen.

Natrium- oder Kaliumnitrit sind für Algen mit neutralem Zellsaft kein Gift, wie Loew gezeigt hat. Hochverdünnte Nitritlösungen können von manchen Phanerogamen als Stickstoffdünger benutzt werden, während schon mäßig starke (0,1 %ige) Lösungen giftig auf die Wurzel wirken. Spuren von Nitrit können sogar, wie ich dargetan habe [2]), bei lebhafter Atmung in Keimlingen und Meristemen entstehen. Der Nachweis gelingt am besten mit dem Reagens von Grieß, eventuell nach Fällung des ausgepreßten Saftes mit Bleiessig. Die Reaktion ist aber meist so schwach, daß es sich nur um Millionstel Anteile handeln kann. Die obersten Teile der jungen Schößlinge von Bambusa, Humulus Lupulus, Cichorium Intybus, Solanum tuberosum, Pisum sativum gaben die Reaktion, aber Schößlinge von Rheum und Asparagus verhielten sich negativ. Am intensivsten wurde die Reaktion noch mit Sagittariaknospen erhalten, deren Saft vorher durch Aufkochen von Eiweiß befreit wurde [3]), ehe Sulfanilsäure, Schwefelsäure und Naphtylaminsalz zugesetzt wurde. Da in den Knollen und Knospen Nitrat abwesend war, kann die Spur salpetrige Säure nicht durch Nitratreduktion entstanden sein, sondern durch Oxydation von Ammoniak.

Es war nun von Interesse, das Verhalten verschiedener Pflanzen zu Nitrit bei gewisser Verdünnung zu beobachten. Vermutlich bestehen hier große Unterschiede, da der Säuregrad verschiedener Wurzeln verschieden ist und durch diesen die Giftigkeit des Nitrits wie erwähnt, bedingt wird. Hauptsächlich wird in erster Linie der Gehalt der Wurzeloberfläche und der Wurzelhaare an freier Säure oder sauren Salzen in Betracht kommen.

Ich brachte nun verschiedene Pflanzen in Lösungen von Natriumnitrit von 0,1 %, wobei sich folgende Unterschiede ergaben:

(Tabelle siehe nächste Seite.)

Wenn wir hiermit die oben behandelte Resistenz gegen Säure betrachten, so finden wir so ziemlich das entgegengesetzte Verhalten. Es würde also daraus weiter folgen, daß Pflanzen, deren Wurzel

1) Sogar Kohlensäure in konzentriertem Zustande soll nach Marle etwas salpetrige Säure aus Nitrit frei machen (Chem. News 1906, pag. 160).

2) Beihefte zum Bot. Zentralbl. 1905, XVIII, Abt. I, Heft 3, pag. 320.

3) Wegen Spuren Anthokyans ist hier eine Kontrollprobe mit Schwefelsäure allein nötig.

	Höhe der Pflanzen eingesetzt am 14. Juni	16. Juni	17. Juni	21. Juni	22. Juni
Senf	cm 5	normal	normal	Blätter entfärbt	abgestorben
Lupine	25	ein Blatt verwelkt	zwei Blätter verwelkt	die Pflanzen zeigen noch Turgor	etwas verwelkt
Erbse	50	normal	normal	verwelkt	—
Hafer	40	einige Blätter verloren Turgor	alle Blätter verloren Turgor	verwelkt	—
Kartoffel [1])	25	die obere Teile der Blätter verwelkt	ganze Blätter verwelkt	die Stengel noch frisch	—
Buchweizen	15	alle Blätter verwelkt	verwelkt	—	—

gegen Säure ziemlich resistent sind, auch mehr Säure in der Wurzel selbst enthalten, was das Gegenteil unserer ursprünglichen Vermutung ist. Um jedoch einen direkten Anhaltspunkt über den Zusammenhang von Säuregehalt und dem Grade der Nitritgiftwirkung zu erhalten, wurden Lupinenpflanzen 20 Tage in einer 0,01 %igen citronensäurehaltigen Nährlösung belassen, dann nach dem Waschen der Wurzel in Natriumnitratlösung von 0,1 %. Diese Pflanzen starben in 2 Wochen ab, während die Kontrollpflanzen, welche aus der bloßen Nährlösung in die Nitritlösung versetzt wurden, noch am Leben waren.

Pflanzenphysiologisches Institut in München,
Oktober 1909.

1) Die Knollen waren abgeschnitten worden.

Über die gegenseitige Beeinflussung der Symbionten heteroplastischer Transplantationen, mit besonderer Berücksichtigung der Wanderung der Alkaloide durch die Pfropfstellen.

Von **Arthur Meyer** und **Ernst Schmidt.**

(Mit 3 Abbildungen im Text.)

Inhaltsübersicht.

I. Einleitung.

A. Die Wanderung der Alkaloide in einem Individuum. Von Arthur Meyer.

B. Die gegenseitige Beeinflussung heteroplastischer Transplantationen, mit besonderer Berücksichtigung der Frage nach dem Wanderungsvermögen der Alkaloide. Von Arthur Meyer.

a) Über die Pfropfhybriden.

b) Die Herstellung der Verbindung zwischen den verschiedenen Zellarten der Symbionten.

c) Die Stoffwanderung vom Reis zur Unterlage und umgekehrt.

α) Kohlehydrate.

β) Die Wanderung des Virus der infektiösen Panachüre.

γ) Die Wanderung der Blausäure liefernden und anderer Glykoside.

δ) Die Wanderung der Farbstoffe.

ε) Die Wanderung der Alkaloide.

II. Neue Untersuchungen über die Wanderung der Alkaloide durch die Pfropfstellen heteroplastischer Transplantationen.

A. Das Material für die Untersuchungen. Von Arthur Meyer.

B. Die quantitative und qualitative Untersuchung des Materials. Von Arthur Meyer und Ernst Schmidt.

a) Propfungen $\frac{\text{Datura Stramonium}}{\text{Solanum tuberosum}}$.

b) Die makrochemische Untersuchung von Pfropfungen $\frac{\text{Nicotiana Tabacum}}{\text{Nicotiana affinis}}$ und $\frac{\text{Nicotiana Tabacum}}{\text{Solanum tuberosum}}$.

α) Untersuchungsmethode.

β) Pfropfungen $\frac{\text{Nicotiana Tabacum}}{\text{Nicotiana affinis}}$.

γ) Pfropfungen $\frac{\text{Nicotiana Tabacum}}{\text{Solanum tuberosum}}$ 1908.

δ) Pfropfungen $\frac{\text{Nicotiana Tabacum}}{\text{Solanum tuberosum}}$ 1909.

C. Mikrochemische Untersuchung des Materials. Von Arthur Meyer.

D. Schluß. Von Arthur Meyer.

I. Einleitung.

In den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft haben wir 1907 (Bd. XXV, pag. 131) eine kleine Abhandlung über die Wanderung der Alkaloide veröffentlicht, in welcher wir auch versprachen, die Arbeit fortzusetzen. Was wir hier mitteilen, ist das Resultat solcher neuen Untersuchungen. Wie früher, ist die makrochemische Prüfung der Objekte, welche sich bei den kleinen Mengen der zu bestimmenden Alkaloide nicht einfach gestaltete, allein von Ernst Schmidt durchgeführt worden, während die botanischen und mikrochemischen Arbeiten von Arthur Meyer ausgeführt wurden. Dabei ist nun besonders hervorzuheben, daß die ganze mikrochemische Untersuchung mitsamt den daraus gezogenen Schlüssen vor dem Beginn der makrochemischen Untersuchung (im September 1908) fertiggestellt worden ist, so daß sie von den makrochemischen Resultaten völlig unbeeinflußt war, was bei der schwierigen Methode der Mikrochemie, welche bei der Entscheidung quantitativer Fragen nur auf Schätzung angewiesen ist, hervorgehoben zu werden verdient.

Die makrochemische Untersuchung der Pflanzenteile ist von Ernst Schmidt vorgenommen worden, ohne daß ihm etwas näheres über die speziellen Aufgaben bekannt war; er kannte nichts als die Nummern des betreffenden Materials. Die ausnahmslos gleichsinnige Aussage der Resultate war uns sehr erfreulich.

A. Die Wanderung der Alkaloide.

Unsere Kenntnisse über die Entstehung und Wanderung der chemischen Verbindungen in den Angiospermen sind noch relativ mangelhaft. Für die am besten untersuchten Kohlehydrate wissen wir wenigstens, daß ihre primäre Produktionsstätte in den Autoplasten, vielleicht in den Grana dieser Organe des Protoplasten zu suchen ist (A. Meyer 1895, pag. 169), und es spricht bis jetzt nichts dagegen, daß sie dort direkt, ohne Bildung eines Zwischenproduktes, aus Kohlensäure und Wasser entstehen. Aber schon über die Leitungsorgane, in welchen die Kohlehydrate sich aus den Blättern in die Achsen bewegen, wissen wir, wie wir sehen werden, nichts Sicheres. Viel unsicherer sind unsere Kenntnisse für andere Stoffgruppen. Auch über die Orte und die Art der Entstehung sowie über die Wanderwege der Alkaloide wissen wir sehr wenig.

Wenn wir unter Alkaloiden alle heterozyklischen Basen, in welchen der Stickstoff sich in geschlossenem Ringe befindet, verstehen, so treffen

wir mit diesem Namen anscheinend zugleich eine biologisch ziemlich einheitliche Gruppe von chemischen Verbindungen, die oft als Schutzstoff wirken. Dennoch müssen wir uns wohl hüten, die Pyridin- (Nikotin), Pyrolidin- (Hyoszyamin-), Imidazol-, Chinolin- (Chinin-), Isochinolinderivate dieser Stoffgruppe von vornherein als physiologisch völlig gleichwertig zu erklären. Art der Entstehung, Ort der Entstehung, Wanderung brauchen z. B. nicht so gleichartig zu sein wie für alle Glieder der Gruppe der Kohlehydrate.

Über den Prozeß der Bildung der Alkaloide in der Pflanze wissen wir nichts. Wir wissen noch nicht einmal, ob sie als Nebenprodukte bei Eiweißbildung, Eiweißspaltung usw. stets, wenn auch in sehr kleinen Mengen, entstehen müssen oder so nur bei einzelnen Pflanzen entstehen, oder ob sie besonderen Bildungsprozessen ihre Entstehung verdanken, die nur von bestimmten Pflanzen ausgeführt werden können, welche eine besondere Fähigkeit haben, diese Prozesse durchzuführen, wie es z. B. einzelne Pflanzen gibt, welche die Fähigkeit haben, Wurzeln in Dornen überzuführen. Hypothesen sind über diese Materie vielfach aufgestellt (siehe z. B. Pictet, Archiv der Pharmak., 1906, pag. 489), doch sind sie bisher alle zu wenig gestützt worden.

Einige wichtige Punkte, über welche wir gut unterrichtet sind, erwähnen wir, weil sie für das Verständnis der von uns erhaltenen Untersuchungsresultate wichtig erscheinen.

Zuerst ist mikrochemisch nachgewiesen worden, daß die Alkaloide in verschiedenen Zellarten abgelagert werden können. So fand Siim Jensen (1901, pag. 81—82) Alkaloid im Parenchym, und zwar im Parenchym in der Nähe der Siebteile (Kelchblatt), der Tracheen (im Kronenblatte), der Siebstränge (Laubblätter), der Markstrahlen, des Markes (Achse), des Phelloderms (Wurzel).

Im Meristem des Periderms war das Alkaloid reichlich vorhanden; ebenso fand es sich in den Epidermiszellen der Fruchtknotenwand von Hyoscyamus niger, der Pflanze, auf welche sich alle die vorhergehenden Angaben beziehen. Molle (pag. 329) fand Alkaloid in den Epidermiszellen der Achsen von Salpiglossis sinuata und Petunia violacea; bei letzterer Pflanze soll auch in den Stereiden und in der Endodermis der Achsen Alkaloid auftreten. Nach Errera (1897, pag. 178) enthalten die Raphidenzellen von Narcissus Alkaloid, nach Clautriau (1894, pag. 237) die Endospermzellen von Strychnos nux vomica.

Bekanntermaßen kommen auch in vielen Milchröhren Alkaloide vor (Papaver). Demgegenüber ist es sehr auffallend, daß die Sieb-

röhren und Geleitzellen stets alkaloidfrei gefunden wurden. Wo Alkaloide in den Zellen vorkommen, liegen sie meist im Zellsaft (Errera 1887, pag. 178). Errera meint, daß sie bei einigen Spezies vielleicht im Öl oder im Schleime lägen.

Bewiesen ist ferner, daß die Alkaloide in den verschiedenen Zellen eines und desselben Individuums in sehr verschiedenen Konzentrationen vorkommen können. So fand z. B. Feldhaus (1903) im Assimilationsparenchym + den dünnsten Nervenzweigen 0,48 % Alkaloid, in den Mittel- und Sekundärnerven 1,39 % Alkaloid. Das Alkaloid liegt also danach in den parenchymatischen Elementen der Nerven entschieden in viel größerer Konzentration als in denen des Assimilationsparenchyms. Moll wies ja auch mikrochemisch nach, daß das Assimilationsparenchym von Datura fast alkaloidfrei ist. Als weiteres Beispiel können wir das zweischichtige, obliterierte Parenchym der Samenschale von Datura Stramonium anführen, welches allein das Alkaloid enthält, während sich Embryo und Endosperm als alkaloidfrei erweisen. Trotz der relativ kleinen Menge der alkaloidführenden Zellen enthält der Samen doch 0,48 % Alkaloid.

Auch die Bevorzugung bestimmter Organe und bestimmter Regionen der Organe zur Ablagerung der Alkaloide ist erwiesen. Errera sagt darüber auf Grund der Resultate der mikrochemischen Untersuchung einiger Pflanzen: „En général les Alcaloides sont les plus abondants: 1. Dans les tissus très actifs: point végétatif, embryon etc.; 2. Autour des faisceaux fibro-vasculaires (endoderme, gaine circumfasciculaire), surtout près de la région libérienne et dans cette région même; 3. Dans l'épiderme, les poils épidermiques, les couches corticales externes, les enveloppes du fruit et des graines.“ Im Prinzip stimmen damit auch die Resultate makrochemischer Untersuchungen überein. So fand Feldhaus (1903, pag. 91) in Keimlingen von Datura Stramonium 0,67 % Alkaloid, während der ruhende Embryo und das Endosperm kein Alkaloid führen. Er fand im Stempel 0,54 %, in der Blumenkrone 0,43 %, in der Plazenta der reifen Frucht 0,28 %, in der äußeren Fruchtwand der reifen Kapsel 0,082 % Alkaloid.

Auf Grund der vorliegenden, eben mitgeteilten Tatsachen kann man die folgenden Fragen aufwerfen:

1. Gibt es besondere, für die Bereitung der Alkaloide bestimmte Zellarten, ähnlich wie die Assimilationszellen Zellen sind, welche allein die Kohlehydrate direkt aus $CO_2 + H_2O$ herstellen können, oder können alle Zellarten, in denen Alkaloide gefunden worden sind, in gleicher Weise Alkaloide produzieren?

2. Ist irgend ein Organ der höheren Pflanze zur Bereitung der Alkaloide besonders geeignet, ähnlich wie die Laubblätter es für die Bildung der Kohlehydrate sind, oder sind alle Organe der Pflanze im gleichen Maße befähigt, die Alkaloide selbst zu erzeugen?

3. Findet Wanderung der Alkaloide statt oder bleiben letztere in denjenigen Zellen liegen, welche sie erzeugen?

4. Welches sind, wenn Wanderung der Alkaloide stattfindet, die Wege, auf denen das Alkaloid in der Pflanze wandert?

In der Literatur finden sich zuerst einige Angaben, welche sich auf die Frage 2 beziehen. Aus solchen können wir zuerst mit Sicherheit schließen, daß ihre Entstehung in den Assimilationsorganen vom Lichte unabhängig stattfinden kann. Das geht mit Sicherheit daraus hervor, daß die Keimlinge von Datura im Dunkeln wie im Lichte 0,6 % Alkaloid gebildet hatten, während der Embryo vorher alkaloidfrei war (Feldhaus, pag. 61). Auch Versuche mit den Laubblättern von Datura zeigten das gleiche (Feldhaus, pag. 79). Feldhaus sammelte von 100 Blättern abends 6 Uhr die eine Blatthälfte, ließ die anderen 3 Tage an der Pflanze verdunkelt und fand darauf in beiden 0,51 % Alkaloid. Es fand also keine Ableitung des Alkaloides statt. Da dieses der Fall ist, so müßte sich in den Blättern der Alkaloidgehalt vermehren, wenn täglich unter dem Einflusse des Lichtes eine bestimmte Menge von Alkaloid gebildet würde. Feldhaus fand aber in abgeschnittenen Blatthälften 0,33 %, in den dazugehörigen Hälften, welche an der Pflanze 3 Tage weiter beleuchtet worden waren, 0,39 %, so daß also keine Alkaloidansammlung angenommen werden kann. Diesen exakten quantitativen Untersuchungen gegenüber darf man wohl vorläufig die Richtigkeit der Angaben Lotsys (1899) bezweifeln, welcher für Cinchona den Beweis erbracht haben will, daß tagsüber das Alkaloid in den Blättern gebildet und nachts von dort nach dem Stamme abgeführt wird. Nach dem oben über die Verschiedenheit der Alkaloide Gesagten könnte es sich allerdings beim Chinin anders verhalten wie beim Hyoszyamin, und es wäre eine exakte quantitative Untersuchung des Verhaltens der Cinchonen sehr erwünscht. Lotsy stellte sich aus 1. morgens und 2. abends gesammelten Blatthälften wässerige salzsaure Auszüge her, aus denen er die Eiweißkörper entfernte. Je nachdem nun ein Niederschlag mit Kalilauge — die anderen Alkaloidfällungsmittel waren ihm zu empfindlich — entstand oder nicht entstand, erklärte er die untersuchten Blatthälften für voll oder leer in bezug auf die Alkaloide. Er beobachtete so, daß die Blätter morgens voll und abends leer waren.

Auch in bezug auf die Frage 3 läßt sich, wenn wir von den eben Mitgeteilten absehen, noch einiges anführen. Untersuchungen von Feldhaus und Kirchner (1905) sprechen nämlich sehr dafür, daß die Datura-Alkaloide wandern können. Damit verhält es sich folgendermaßen: Feldhaus (pag. 82) schnitt von einer größeren Anzahl von Laubblättern die Spreitenhälften rechts und links vom Mittelnerven ab und ließ die Blattstiele mit den daran sitzenden Mittelnerven der Blätter vom 30. Juli bis 28. August an den Pflanzen. Danach fand er in Mittelrippe und Blattstiel zusammen nur 0,29 % Alkaloid, also viel weniger als in der normalen Blattspreite.

Kircher verfolgte diese Erscheinung weiter, indem er folgendermaßen verfuhr: Zuerst sammelte er von zwei verschiedenen Beeten (I und III) von Datura Stramonium je ungefähr 300 ganze Blätter. Zweitens schnitt er von ungefähr 700 Blättern des Beetes I die Spreiten rechts und links vom Mittelnerven völlig ab und sammelte sogleich 300 Blattstiele + Mittelnerven; die übrigen Blattstiele + Mittelnerven ließ er an den Pflanzen sitzen und sammelte sie erst nach 5 und nach 8 Tagen, nach welcher Zeit manche Blattstiele abgefallen, manche erkrankt waren. Drittens schnitt er von einer gleichen Anzahl von Blättern des anderen Beetes (Nr. III) die Spreitenteile bis auf einen Streifen von 2—3 mm, welchen er an jeder Seite des Mittelnerven stehen ließ, ab und verfuhr damit wie vorher gesagt; es hielten sich diese Blattstiele + Mittelnerven gut und fielen nicht ab. Als er die Trockensubstanz aller Proben untersuchte, fand er folgendes:

Ganze Blätter	I = 0,33	Proz.	Alkaloid.	
	III = 0,35	„	„	
Direkt gesammelte Stiele + Mittelnerven	I = 0,8	„	„	Spreite völlig entfernt.
	III = 0,81	„	„	2—3 mm Spreite am Mittelnerven.
Nach 5 Tagen gesammelt	I = 0,65	„	„	
	III = 0,79	„	„	
Nach 8 Tagen gesammelt	I = 0,5	„	„	
	III = 0,78	„	„	

Es ist damit bewiesen, daß der Alkaloidgehalt an der Pflanze sitzender Blattstiele + Mittelnerven, denen die Spreiten genommen wurden, mit der Zeit mehr und mehr abnimmt, daß aber schon ein geringer Teil der ansitzenden Spreite diese Abnahme stark herabsetzt. Wenn dieses Resultat auch nicht beweist, daß das Hyoszyamin aus den Stiele aus- und in die Achse einwandert, so liegt doch die Annahme nahe, daß die Abnahme des Alkaloides im Stiele auf einer Auswanderung des Alkaloides beruht.

B. Die gegenseitige Beeinflussung heteroplastischer Transplantationen mit besonderer Berücksichtigung der Frage nach dem Wanderungsvermögen der Alkaloide.

Es ist selbstverständlich, daß von dem Studium der Transplantationen alkaloidfreier Spezies auf alkaloidhaltige und anderer, ähnlicher Transplantationen besonders wertvolle Anhaltspunkte zur Lösung der Frage nach dem Wandervermögen der Alkaloide erwartet werden dürfen. Allerdings wäre es durchaus unrichtig, wenn man aus der sich vielleicht ergebenden Erfahrung, daß in der Unterlage einer Pfropfung, die an sich frei von Alkaloid ist, Alkaloid erscheint, wenn das Reis alkaloidhaltig ist, ohne weiteres auf die Wanderung der Alkaloide aus dem Reis in die Unterlage schließen wollte, denn das Erscheinen des Alkaloides könnte auch darauf beruhen, daß die Unterlage durch das Reis zur Selbsterzeugung eines Alkaloides angeregt würde. Immerhin hätte man sich aber dann doch nur für eine der beiden Alternativen zu entscheiden. Jedenfalls würde der Fall zu den mannigfaltigen Erscheinungen der gegenseitigen Beeinflussungen der Komponenten einer Transplantation gehören, und es wird zum Verständnis der uns beschäftigenden Frage wesentlich beitragen, wenn wir ganz kurz das kritisch betrachten, was man über die Frage der Beeinflussung der beiden Symbionten einer Transplantation weiß.

Die gegenseitige Beeinflussung der Symbionten heteroplastischer Transplantationen ist von den Zoologen (siehe Korschelt 1908) und Botanikern vielfach zum Gegenstand der Untersuchung und Erörterung gemacht worden.

Vom heuristischen Standpunkte aus kann man der Übersichtlichkeit wegen die bisher bekannt gewordenen Erscheinungen vielleicht nach ihren hauptsächlichsten Ursachen in folgende vier Gruppen ordnen.

I. Zur ersten Gruppe können wir diejenigen Fälle stellen, bei denen die wesentliche Ursache für die an den Symbionten hervortretenden Veränderungen die Verschmelzung von Organen der Protoplasten der an der Pfropfstelle sich berührenden Zellen der beiden Symbionten ist. Hierhin würden eventuell Transplantationen zu stellen sein, an denen Zweige (Neubildungen) entstehen, welche Transplantationshybriden sind.

II. Die drei anderen Gruppen umfassen die Fälle, welche zu den Ernährungsmodifikationen gehören.

A. Zuerst können diejenigen Fälle zusammengefaßt werden, bei denen die Erscheinungen durch annähernd qualitativ normale, aber

anormal schwache oder starke, kurz- oder langdauernde Zufuhr von Nährstoffen verursacht wird. Hierher würde man wahrscheinlich die Fälle der Transplantation von Reisern der Birne auf Quitte und auf Weißdorn rechnen können. Hier wird das Reis durch die Unterlage relativ schwach ernährt, das Umgekehrte findet statt, wenn Solanum dulcamara auf Solanum Lycopersicum gepfropft wird (Vöchting 1892, pag. 111). Auch die Resultate, welche Vöchting mit der Futterrübe und der kleinen dunkelroten Zierrübe erhielt (1892, pag. 95), gehören wohl hierher.

B. Eine andere Gruppe von Erscheinungen würden die Fälle bilden, in denen die Ursache der Veränderung der Symbionten das Absaugen der plastischen Stoffe des einen Symbionten durch die Zellen des anderen Symbionten ist. Hierher würde nach Vöchting's Meinung, der wir uns anschließen, ein Fall gehören, den Vöchting kennen lehrte (1892, pag. 86). Es wurde auf die junge Wurzel einer Rübe die Basis eines kleinen blühenden Zweiges des Blütenstandes einer im zweiten Jahre befindlichen Rübe gesetzt. Der Zweig bildete große Laubblätter und verdickte seine Achse und bildete erst im nächsten Jahre Blüten. Setzte er die Reiser auf alte Wurzeln, die sich im zweiten Jahre befanden, so bildeten sie sich zu schlanken Blütenständen aus, wohl deshalb, weil jetzt der Rohrzucker von der Wurzel nicht mehr so stark aufgesaugt und festgehalten wurde. Hier handelte es sich allerdings nur um die Symbiose zweier Rübenrassen, nicht um die zweier Spezies. Auch ist zu bemerken, daß sich die Sache doch noch anders verhalten könnte, daß kompliziertere Korrelationsreize die Ursache sein könnten.

C. Zuletzt könnte man diejenigen Erscheinungen der Beeinflussung zweier Symbionten zusammenfassen, deren Ursache in der Zufuhr qualitativ anormaler Stoffe (a-Nährstoffe, b-Exkrete usw.) besteht. Hierher würden die Fälle der Einwanderung von Hyoscyamin in einen alkaloidfreien Symbionten, möglicherweise auch die der infektiösen Chlorose gehören.

Selbstverständlich könnten die hier durch die Gruppierung besonders hervorgehobenen Ursachen auch in verschiedener Verbindung an der Verursachung einer Beeinflussungserscheinung beteiligt sein, und keineswegs sind durch diese Klassifizierung alle Ursachen gewürdigt worden.

a) Über die Pfropfhybriden.

Zu der Gruppe I können wir, wie gesagt, mit Vorbehalt die Transplantationshybriden stellen. Vorauszubemerken ist, daß es sich,

wenn Transplantationshybriden wirklich entstehen, bei diesen nicht um eine Beeinflussung des ganzen Pfropfreises und umgekehrt handelt, denn dieses wird anscheinend gar nicht so verändert, daß Eigenschaften der Unterlage auf das Reis übergegangen zu sein scheinen (siehe Griffon 1908 usw.).

Es handelt sich bei allen Vorgängen, die man als Pfropfhybridenbildung betrachtet, bekanntermaßen um die Entstehung von Neubildungen an den Pfropfstellen, in welche dann vielleicht Teile des Protoplasten beider Symbionten eingegangen sind. Daß es Pfropfhybriden gibt, ist noch nicht mit voller Sicherheit bewiesen, aber doch recht wahrscheinlich. Die älteren Angaben über Transplantationsbastarde sind deshalb unbrauchbar, weil bei ihnen nirgends der sichere Beweis dafür geführt worden ist, daß die Symbionten, an denen die Bastardzweige entstanden, nicht selbst von geschlechtlichen Bastarden der Symbionten abstammten. So verhält es sich bei folgenden Pfropfbastarden, über welche man Literatur bei Vöchting (1892), Voß (1904), Noll (1905), Korschelt (1905) findet: Adam's Bastard zwischen Laburnum vulgare und Cytisus purpureus (1825), Caspary's Bastard zwischen Zentifolie und Moosrose (1865), Wille's Bastard zwischen Birne und Weißdorn (1896), Jouin's Bastard zwischen Crataegus monogyna und Mespilus germanica am 100jährigen Mispelbaum von Bronveaux (1899), Daniels Bastard zwischen Birne und Quitte (1904).

Es mögen nur einige Bemerkungen über ältere Angaben Platz finden. Noll hat sich speziell mit Jouin's Bastard beschäftigt und glaubt an die Pfropfbastardnatur der betreffenden Zweige. Er betont, daß die Unterlage in der Tat eine Rinde, die der von Crataegus monogyna gleiche, besitze und in der Anatomie völlig mit ihr übereinstimme; ferner seien die Zweige der Unterlage, welche unterhalb der Pfropfstelle standen, morphologisch solche von Crataegus monogyna gewesen, während die Bastardzweige sich anatomisch von den Crataegus-Zweigen unterschieden. Das Reis ist nicht untersucht und könnte sehr wohl von einem Bastard herrühren, welcher die wesentlichen Charaktere der Mispel zeigt; es sind ja von Crataegus monogyna und Mespilus germanica in der Tat Bastarde bekannt. Das ist nicht der Fall bei Laburnum vulgare und Cytisus purpureus. Darüber sagt Noll richtig: „Aus der Erfolglosigkeit aller dieser Versuche (einen Bastard zwischen letzteren Pflanzen zu erhalten) darf aber keineswegs geschlossen werden, daß Laburnum Adami kein sexueller Bastard sein könne. Es ist nicht ausgeschlossen, daß ausnahmsweise einmal äußere oder innere Bedingungen (durch spontane Variation der die sexuellen Affinitäten be-

dingenden Faktoren) eine Befruchtung ermöglichen. Ist es doch auch nicht gelungen, den luxurierenden Bastard Ribes Gordonianum noch einmal durch Kreuzung hervorzubringen."

Also alle diese Fälle der vermeintlichen Bildung von Transplantationsbastarden sind völlig zweifelhaft und müssen bei der weiteren Diskussion ausscheiden. Sie dürfen auch nicht nachträglich als Zeugen für die Richtigkeit der Annahme der Existenz von Pfropfhybriden angeführt, und die an ihnen beobachteten Tatsachen dürfen bis jetzt nicht ohne weiteres auf die Pfropfbastarde übertragen werden, wenn solche wirklich hergestellt werden könnten.

Die Frage nach der Existenz und dem Wesen der Pfropfbastarde scheint nun durch die sorgfältigen Untersuchungen Hans Winkler's (1907, 1908, 1909) der exakten Lösung zugeführt zu werden. Winkler benutzt zu seinen Versuchen Solanum nigrum und Solanum Lycopersicum. „Alle zur Pfropfung oder als Vergleichsobjekt benutzten Nachtschatten- und Tomatenpflanzen stammten also je von einem Individuum ab, und zwar aus selbstbestäubten Blüten, und alljährlich lieferten an isoliertem Standorte durch Selbstbestäubung besonders ausgewählte Exemplare die Samen der Pflanzen der nächsten Versuchsreihe." 1908 waren allein 268 Pfropfungen gemacht worden, die 3000 Adventivsprosse gebildet hatten. Es wurden in den 3 Jahren direkt oder von Chimären fünf verschiedene Sorten von „Pfropfbastarden" erhalten, die anscheinend Eigenschaften der Tomate und des Nachtschattens gemischt besaßen und die teilweise dem Nachtschatten, teilweise der Tomate näher zu stehen schienen.

Die Pflanzen, welche die Reiser lieferten, entstammten Pflanzen, deren Blüten für Pollen der Varietäten des Nachtschattens und für Pollen der Tomaten zugänglich waren. Es hätten also Bastarde gebildet werden können. Allerdings ist es nicht gelungen, Bastarde zwischen der Tomate und dem Nachtschatten auf geschlechtlichem Wege herzustellen, aber wir müssen immerhin doch das von Noll für den Bastard von Laburnum und Cytisus Gesagte, dem wir beistimmen, berücksichtigen.

Wenn man nur die Abbildungen und die Beschreibungen der Pfropfbastarde der Winkler'schen Arbeit kennt, so kann man auf den Gedanken kommen, die Variationen, welche an den Zweigen der Pfropfungen auftraten und in Beziehung zu der Tomate gebracht wurden, seien dadurch bedingt, daß der von Winkler benutzte Nachtschatten in der Richtung auf die Varietäten Solanum stenopetalum A. Br., Sol. villosum Lmk. und Sol. miniatum Bernhardi Sproßvariationen zeige.

Dort kommen Behaarung, tief eingeschnittene Blumenkronen, gelbe und rote Früchte, tiefer eingeschnittene Blätter vor. Sol. miniatum hat auch oft einen deutlichen moschusartigen Geruch. Uns scheint es auch so, als ob einige Eigenschaften der als Pfropfbastarde betrachteten Zweige in der Tat dem Variationsvermögen von Solanum entsprängen, aber die Betrachtung des lebenden Sol. tubingense hat uns doch überzeugt, daß Blüten und Behaarung Ähnlichkeit mit der Tomate haben, so daß wir glauben, Winkler habe mit seiner Deutung der Verhältnisse im wesentlichen recht. Freilich wäre eine genaue Untersuchung der Variationsverhältnisse des von Winkler benutzten Materials schon deshalb sehr erwünscht, weil der alte Einwand, daß einer oder beide der Symbionten ein direkter oder indirekter Bastard von Sol. nigrum und Lycopersicum seien, damit auch aus der Welt zu schaffen wäre.

Wenn die Untersuchung der Kernverhältnisse der Winkler'schen Pfropfbastarde ebensowenig einen Anhaltspunkt für die normale Bastardnatur derselben ergeben sollten, wie die Untersuchung der Kernverhältnisse der vermeintlichen Pfropfbastarde Adam's und Jouin's durch Noll (1905) und Strasburger (1906 u. 1907), sowie die der Untersuchung Strasburger's (1909, pag. 514) über die Pfropfstellen der Pfropfungen von Sol. nigrum und Sol. Lycopersicum, so möchten wir darauf keinen Wert legen, denn einmal könnte die Reduktion der Chromosomenzahl sehr bald eintreten, und dann ist es uns, entsprechend einer früher vertretenen Ansicht (Arthur Meyer 1902, pag. 172 u. f.), wahrscheinlich, daß die von der Tomate übernommenen Eigenschaften durch das Cytoplasma allein übertragen sein könnten. Es würde den Anschauungen des einen von uns (Meyer) durchaus entsprechen, wenn es sich herausstellte, daß bei heteroplastischen Transplantationen nur sehr selten Plasmaverbindungen zwischen den Zellen der beiden Symbionten gebildet würden, daß aber dann, wenn dieses einträte, auch aus den durch die neugebildeten Plasmabrücken direkt verbundenen Zellschichten Pfropfbastarde hervorgehen können.

Die Pfropfbastarde würden dann also Selblinge in dem Sinne des einen von uns (Arthur Meyer 1902, pag. 144, 170; Praktikum 1907, pag. 184) sein, die aus den Geweben zweier Symbionten aufgebaut wären. Die Verschmelzung ihrer Eigenschaften würde bedingt sein durch die Verschmelzung der Cytoplasmafortsätze, vielleicht auch bis zu einem gewissen Grade, des übrigen Cytoplasmas der sich berührenden Zellen der Symbionten.

Ich mag es hier nicht unterlassen, hervorzuheben, daß die wichtigste geistige Tat in bezug auf die hier in Rede stehende Materie die Auf-

stellung des Begriffes der Chimäre durch Winkler ist. Wenn Winkler den in seiner Fig. 2 (1907) abgebildeten Sproß als Chimäre (pag. 574) bezeichnet, so meint er damit, daß dieses Gebilde aus Zellen beider Symbionten der Pfropfung $\frac{\text{Solanum nigrum}}{\text{Solanum Lycopersicum}}$ zusammengesetzt sei, daß aber die Gewebe der beiden Symbionten zwar im Vegetationspunkte gemeinsam arbeiten, aber doch einander nicht so durchdringen wie die Zellen der Berührungsfläche an der Pfropfstelle, also bis zu einem gewissen Grade selbständig bleiben und ihre Eigenschaften rein bewahren. Die Idee, daß die Zellen zweier Symbionten gemeinsam einen völlig einheitlichen Sproß aufbauen können, war gefunden.

Winkler sagt selbst pag. 575:

„Damit aber ist zum ersten Male in einwandfreier Weise die theoretisch bedeutsame Tatsache sichergestellt, daß auf anderem als sexuellem Wege die Zellen zweier wesentlich verschiedener Arten zusammentreten können, um als gemeinsamer Ausgangspunkt für einen Organismus zu dienen, der bei völlig einheitlichem Gesamtwachstum die Eigenschaften beider Stammarten gleichzeitig zur Schau trägt. Es mag fraglich erscheinen, ob auf solche Organismen wie die pflanzlichen Chimären der Begriff des Bastardes anwendbar erscheint; will man ihn anwenden, so wäre er unter allen Umständen, bei der völligen Neuartigkeit der Chimäre, entsprechend zu erweitern. Doch möchte ich diese nicht leicht zu beantwortende Frage an dieser Stelle nicht entscheiden."

Winkler bezeichnet 1908 (pag. 593) sein Solanum tubingense, welches am Grenzstreifen einer Pfropfung $\frac{\text{Sol. Lycopersicum}}{\text{Sol. nigrum}}$ entstanden war, als „echten Pfropfbastard", da in ihm die Eigenschaften der Symbionten völlig gemischt erschienen. Winkler faßt jetzt in der Tat den Begriff des Pfropfbastardes weiter, wenn er auch anscheinend über dessen Wesen noch nicht ganz klar ist, 1909 noch, in berechtigter Weise, nach eventuellen cytologischen Grundlagen (pag. 321) sucht und sich theoretische Erörterungen seiner ausführlichen Veröffentlichung vorbehält.

Wenn man sich fragt, wie die Pfropfbastarde Winkler's (inklusive der Chimären) entstanden sein könnten, so lassen sich vom morphologischen Gesichtspunkte nur eine beschränkte Zahl von Möglichkeiten konstruieren. Wir wissen, daß an der Pfropfstelle von den Grenzflächen aus die Zellen beider Symbionten durcheinander wachsen und dann gemeinsam Kallus bilden. In dieser Verbindungsregion, der ja nach

Winkler stets dessen Pfropfbastarde entspringen, könnte folgendes vor sich gehen:

I. 1. Je eine Zelle (Protoplast) des Symbionten *a* verschmilzt mit einer Zelle des Symbionten *b*, indem die zwischenliegende Membran in irgend einer Weise durchwandert wird oder entfernt wird; es entsteht nach meiner Terminologie ein Synarch, eine neue Zelle, in der das Cytoplasma beider Zellen und die beiden Kerne miteinander verschmolzen sind. 2. Dasselbe geschieht mit einer Gruppe von Zellen. In beiden Fällen entwickelt sich aus den Synarchen der Sproß.

II. Analoges findet statt, nur verschmelzen nicht die Protoplasten, sondern nur die Kerne zweier Zellen, indem der Kern der Zelle *a* zum Protoplasten der Zelle *b* wandert. So würde nach meiner Terminologie nur Kernsynarchbildung stattfinden. Diese beiden Fälle müßten meiner Meinung nach verschieden sein, beide, besonders der erste, der normalen, geschlechtlichen Bastardbildung nahe stehen.

III. Zellen des Symbionten lassen a) nach Verschmelzung und Lösung der sich berührenden Membranpartien die Cytoplasmas verschmelzen und ersetzen das gelöste Membranstück unter Bildung von Plasmaverbindungen, oder b) letztere werden ohne allgemeine Cytoplasmaverschmelzung gebildet. Aus den so verbundenen Zellgruppen entstehen die Propfbastardsprosse. Es entsteht also in diesem Falle aus zwei Stücken von Selblingen ein neuer Selbling, und es können mindestens physiologische Reize von den Zellen des früheren Selblings *a* auf die Zellen des früheren Selblings *b* übertragen werden.

IV. Zellen des Symbionten *a* und des Symbionten *b* lassen ihre Membranen miteinander verschmelzen, indem zugleich nur Tüpfelbildung ohne Plasmaverbindung eintritt oder auch dieses nicht stattfindet. Aus dem aus durcheinander gewachsenen Zellen beider Symbionten bestehenden Gewebe der Berührungsflächen der beiden Symbionten entstehen die Sprosse. Hier würden die Zellen der beiden Selblinge nur durch Anstoßreize aufeinander einwirken können, ähnlich wie es tatsächlich bei den Flechten der Fall ist; denn dort ist der Pilz ein Selbling und jede Algenzelle oder jeder Algenfaden ebenfalls.

Höchst wahrscheinlich hat ähnliche Überlegungen auch schon Winkler gemacht, denn diese liegen ja durchaus nahe; es fragt sich nur, für welche dieser Möglichkeiten Winkler Beweise gefunden hat und weiter finden wird. Was aber auch von diesen Möglichkeiten den Tatsachen entsprechen mag, stets dürfen wir die von Winkler hergestellten Gebilde als Pfropfbastarde zum Unterschiede von den als

Bastarde schlechtweg zu bezeichnenden geschlechtlichen Bastarden nennen und brauchen keinen neuen Namen dafür zu erfinden.

Baur hat eine vielleicht ganz und gar von den Pfropfbastarden wesensverschiedene Erscheinung als Periklinalchimäre bezeichnet und sagt dann in einem Referate (1909, pag. 401): „Referent ist noch nicht völlig überzeugt, daß hier ein richtiger Pfropfbastard vorliegt, wenn-schon diese Deutung die allergrößte Wahrscheinlichkeit für sich hat, ihm scheint die Möglichkeit noch nicht ganz ausgeschlossen, daß Sol. tubingense eine Periklinalchimäre ist, analog den vom Referenten in dieser Zeitschrift beschriebenen Periklinalchimäre bei Pelargonium." Es ist hier zuerst fraglich, was Baur unter einem „wirklichen Pfropf-bastard" versteht; vielleicht meint er einen solchen von unserem Typus I oder II. Dann wäre zu sagen, daß Winkler bisher gar nicht behauptet hat, daß sein Propfbastard zu diesen Kategorien gehöre. Ferner bleibt es bei Baur fraglich, was er als analog in der Erscheinung seiner Periklinalchimäre und der Pfropfbastarde betrachtet.

Wir halten mit unserer Meinung über die mutmaßliche Stellung der Propfbastarde zurück, denn wir könnten ja wesentlich doch nur Vermutungen auf Grundlage der von Winkler gefundenen Tatsachen aussprechen, und warten, bis Winkler's größere Veröffentlichung erscheint.

Strasburger hat zuletzt (1909) eine Abhandlung geschrieben, in der er sich zu den bisherigen Ergebnissen Winkler's äußert. In dieser Abhandlung bedeutet „Pfropfbastard" von vornherein ein Gebilde, welches nach dem Modus I/II unserer Möglichkeitstabelle entstanden ist. Das geht aus seinen Bemerkungen auf pag. 511 und 522 hervor. An letzterer Stelle sagt er: „Dabei würde er für die Sicherstellung der Tatsache, daß diese Pflanzen (Hans Winkler's Pfropf-bastarde) nicht Bastarde sind und somit auch nicht diesen Namen führen dürfen —." Nun drückt sich Strasburger immer so aus, als habe Winkler behauptet, seine Pfropfbastarde seien nach dem Modus I/II entstanden. Beispiele dafür finden wir auf pag. 512 und 518. Auf letzterer Seite sagt Strasburger: „Umgekehrt verfährt jetzt Hans Winkler, der sich auf den pfropfbastardlichen Standpunkt festgelegt hat und was zu ihm nicht paßt, durch Hilfshypothesen stützt." Wie Strasburger zu dieser Auffassung gelangen konnte weiß ich nicht; denn aus dem, was Winkler bis jetzt publiziert hat, geht gar nicht hervor, welche der vier Möglichkeiten Winkler als bestehend annimmt, oder ob er nicht vielleicht noch einer anderen Vorstellung zuneigt. Winkler weist vielfach (z. B. 1909, pag. 338) auf spätere Erörterungen seiner Meinung über die Entstehung der Pfropfbastarde hin und deutet nur

an, daß der Modus I/II ihm nicht vorzuliegen scheine. Er sagt 1909, pag. 342: „Es scheint demnach, als sei es ein wesentlicher Unterschied des Pfropfbastardierungsprozesses von dem sexuellen Bastardierungsprozesse und für ihn besonders charakteristisch, daß er nicht wie dieser im wesentlichen eine homogene, sondern eine vielgestaltige Generation liefert, innerhalb deren die Eigenschaften der beiden Eltern bei den einzelnen Individuen nach verschiedenen Typen durcheinander gemischt erscheinen.“ Und pag. 344: „Aber auch, wenn man die cytologischen Verhältnisse nicht berücksichtigt, scheinen mir schon die von den Pfropfbastarden bekannten Beobachtungstatsachen eher gegen als für die landläufige Ansicht von ihrer Entstehung aus einer Zelle zu sprechen, die ein Verschmelzungsprodukt zweier elterlicher Zellen darstellt usw.“.

Strasburger meint, die „Vermischung der Gewebe“ sei in den beiden Komponenten des Pfropfbastardes besonders weit gediehen. Er betrachtet aber weiter als Agens für die Bildung der Pfropfbastarde die Tätigkeit der Chromosomen, setzt jedoch dabei anscheinend ohne weiteres voraus, daß sich Plasmaverbindungen zwischen den Zellen der Komponenten bilden. Er sagt pag. 521: Die spezifischen Tätigkeiten (?) der Chromosomen in den Kernen beider Arten beeinflussen sich bei so innigem Verbande der Protoplasten annähernd so, als wenn diese Chromosomen wie beim sexuellen Bastarde, in derselben Kernhöhle vereinigt wären.“ Pag. 523 bemerkt er: „Um es möglichst extrem auszudrücken, halte ich eine Hyperchimäre ebensowenig für einen Bastard, wie eine Flechte.“

Warten wir ab zu welchem Schlusse Winkler auf Grundlage aller seiner Beobachtungen kommt.

Uns interessierte die im vorhergehenden behandelte Gruppe I wesentlich wegen der durch die Pfropfhybridenbildung eventuell geforderten Verbindung der Symbionten an der Pfropfstelle. Die Kenntnis der Art der Verbindung ist ja für das volle Verständnis der Wanderungsvorgänge der Nährstoffe und anderer chemischer Verbindungen von Symbionten zu Symbionten von großer Bedeutung, und wir wollen deshalb kurz die Kenntnisse charakterisieren, die wir darüber besitzen.

) Die Herstellung der Verbindung zwischen den verschiedenen Zellarten der Symbionten.

Es ist wohl von vornherein als wahrscheinlich zu bezeichnen, daß die Verwachsung der Gewebe der beiden durch die Transplantation in

Verbindung gebrachten Symbionten je nach dem Grade der biologischen Verwandtschaft der beiden Symbionten recht verschieden ausfallen kann. So wird sie wohl bei einer autoplastischen Transplantation absolut vollkommen und normal werden können, während sie vermutlich bei biologisch wenig übereinstimmenden, zu zwei verschiedenen Gattungen gehörenden Symbionten sich nur auf die Verwachsung der Membranen der Parenchymzellen und Tracheen beschränken und doch zur zeitweiligen Befriedigung der Bedürfnisse der Symbionten genügen können. Jedenfalls muß der in Rede stehende Gesichtspunkt bis zur Klärung der Frage nach der Art der Verbindung der Symbionten nicht aus dem Auge verloren werden.

Betrachten wir nun das kurz, was wir über die Beteiligung der verschiedenen Zellarten bei der Verwachsung der Symbionten wissen.

Bekanntermaßen tritt bald an den Wundflächen der beiden Symbionten die Bildung eines Kallusgewebes durch Wucherung (Vöchting 1892, Taf. X, Fig. 1 u. 2) von Meristem und Parenchymzellen und Teilung derselben ein. An der Bildung dieser Kallusgewebe, deren Elemente sich bald zwischeneinander schieben, beteiligt sich in allen Fällen zuerst das Kambium, dann das Parenchym der sekundären Rinde (Strangparenchym und Markstrahlenparenchym), aber auch das Parenchym der primären Rinde und das Markparenchym; bei fleischigen Achsen und Wurzeln usw. wird sich ebenso das Parenchym des Holzes verhalten, während die gleichen Elemente bei Holzgewächsen sich nur beteiligen, wenn sie wenig verdickt sind (Schmitthenner 1907, pag. 59; Küster 1903, pag. 157).

Sind die beiden Kallusgewebe der Schnittfläche der Symbionten durch Zwischeneinanderschieben, Sprossung und Teilung der Zellen eng verbunden, so bildet sich in der Verwachsungszone ein sich eventuell an das normale Kambium ansetzendes Kambium aus, an dessen Bildung wohl sicher Zellen beider Symbionten teilnehmen. In ihm findet die Anlage aller weiteren Zellarten statt, welche miteinander in Verbindung treten.

Was zuerst die Verbindung der Parenchymzellen des Kallusgewebes der beiden Symbionten anbelangt, so scheint es, als könne mindestens bei autoplastischen und homoplastischen Transplantationen eine Verwachsung der sich berührenden Zellwände der Zellen der beiden Individuen leicht erfolgen (Vöchting 1892, pag. 126, Taf. IX, Fig. 6). Bei heteroplastischen Transplantationen ist die Sache noch zu untersuchen. Bei auto- und homoplastischen Transplantationen ist auch die Bildung korrespondierender Tüpfel in den verschmolzenen Zell-

wänden festgestellt, und die Entstehung von Plasmaverbindungen in diesen Tüpfeln ist nicht unwahrscheinlich, wenn auch noch nicht sichergestellt.

Vöchting (1892, pag. 119) sagt folgendes „für die autoplastische Verbindung bei der Runkelrübe“:

Die Parenchymelemente der Runkelrübe zeigen durchgehends die feine netzförmige Tüpfelung, deren Beschaffenheit und weite Verbreitung zuerst von Baranetzki nachgewiesen wurde. Können solche Tüpfel, die unter normalen Verhältnissen schon früh an den jungen Wänden entstehen, sich auch nachträglich an den verwachsenen bilden? Um diese Sache zu entscheiden, wurden geeignete Präparate aus der lockeren Region der Wand hergestellt und mit Chlorzinkjod behandelt. Es gelang aber nicht, ein bestimmtes Urteil zu gewinnen, und zwar darum nicht, weil es, sobald die Zellen völlig miteinander verwachsen sind, sehr schwer zu entscheiden ist, ob eine Wand durch Teilung oder durch Aneinanderlegen gebildet wurde. Ich erhielt zwar den Eindruck, es könnten in den auf die letzte Weise entstandenen Wänden nachträglich Tüpfel hergestellt werden, der sichere Beweis dafür wurde hier aber nicht erbracht. Wohl aber gelang es, das Vorhandensein der Tüpfel an den verwachsenen Wänden für einen später noch genauer zu besprechenden Fall festzustellen, in dem das derbere Gewebe eines Sprosses mit dem zarteren einer Wurzel vereinigt war (Taf. IX, Fig. 6). Diese und andere ähnliche Beobachtungen führen zu der ohnehin schon naheliegenden Annahme, daß an den Orten vollkommener Verwachsung normal gestellter Flächen in den Berührungswänden allgemein sekundäre Tüpfelbildung stattfindet, und daß damit zugleich Protoplasmaverbindungen zwischen den aneinandergrenzenden Elementen hergestellt werden. Die Existenz dieser Verbindungen darf bestimmt vorausgesetzt werden, wenn sie im Haushalte der Pflanze die hohe Bedeutung haben, die ihnen, wohl mit Recht, gegenwärtig zugeschrieben wird.“

Der noch zu besprechende Fall, den Vöchting erwähnt, findet sich pag. 125 erörtert. Dort sagt der Autor bei der Beschreibung der Verwachsung zwischen transplantiertem Wurzel- und Sproßgewebe einer Rübe: „Die Verwachsung der Parenchymzellen in der Brücke ist mehr oder minder innig; sie findet statt sowohl zwischen den dünnwandigen Elementen der Wurzel und den ebenfalls dünnwandigen Markzellen des Reises, als zwischen den ersteren und dem derbwandigen Wundparenchym des Reises. Eine Stelle der letzteren Art ist in Fig. 6, Taf. IX abgebildet. Wie ein Blick lehrt, ist die Verwachsung hier vollkommen, dabei aber die Grenze zwischen den derb- und dünnwandigen Zellen scharf gezogen. Es sei besonders darauf hingewiesen, wie schon früher hervorgehoben wurde, daß in den Berührungswänden Tüpfel gebildet waren, ein Umstand, der nach unseren heutigen Vorstellungen zu der Annahme berechtigt, daß die beiden Gewebe durch Plasmafortsätze verbunden seien.“ Es scheint also wohl sicher, daß in den eben angezogenen Fällen Plasmaverbindungen entstehen. Vöchting ist aber schon sehr zweifelhaft darüber, ob bei allen autoplastischen Verbindungen solche entstehen. Er sagt pag. 121: „Die Vorstellung liegt nahe, daß zwischen den miteinander verwachsenen, aber ungleichsinnig gerichteten Elementen keine Plasmaverbindungen stattfinden, deren Herstellung zwischen Zellen mit gleichsinniger Orientierung angenommen werden darf. Doch bewegen wir uns hier lediglich auf dem Boden der

Vermutung. Bemühungen, die Sache direkt zu entscheiden, führten zu keinem sicheren Erfolge."

Strasburger (1901, pag. 583) berichtet über seine Versuche, Plasmaverbindungen bei Transplantationen nachzuweisen. Er untersuchte ohne Erfolg Pfropfungen von Birne × Cydonia, Syringa × Ligustrum, Hyoscyamus niger × Solanum tuberosum, Solanum tuberosum × Hyoscyamus niger, Datura × Solanum, will aber dort, wie er nur kurz bemerkt, korrespondierende Tüpfel in den verwachsenen Zellwänden zweier Symbionten festgestellt haben, vorzüglich bei Hyoscyamus niger × Solanum tuberosum.

An Pfropfungen von Abies nobilis × Abies pectinata und Picea pungens × Picea excelsa will er Plasmaverbindungen zwischen Zellen der beiden Symbionten gefunden haben. Er sagt darüber (pag. 584) folgendes: „Zu meinem eigentlichen Ziele gelangte ich aber erst bei Untersuchung von frischem Koniferenmateriale: Abies nobilis auf Abies pectinata und Picea pungens auf Picea excelsa, das an entsprechend ausgeführten Schnitten, die, mit Osmiumsäure oder Jodlösung fixiert, in Schwefelsäure zur Quellung gebracht und mit Pyoktanin gefärbt wurden, zur Untersuchung kam. Zunächst mußte mich ein Querschnitt, in passend erscheinender Höhe innerhalb der Verwachsungsstelle ausgeführt, über den Erfolg der Verwachsung orientieren. Der Hauptsache nach wählte ich dann für die weitere Untersuchung nur solche Symbionten aus, deren Vereinigung möglichst vollkommen erfolgt war. Ich beschränke mich hier auf die Wiedergabe derjenigen Schnitte, welche ich dem in der ca. 31/32mal vergrößerten Figur 56, Tafel XV dargestellten Querschnitte von Abies nobilis und Abies pectinata entnahm. Die Verwachsung war in diesem Falle ganz vollkommen. Die Kambien hatten sich alsbald vereinigt und durchaus normale Elemente nach beiden Seiten erzeugt; nur in der Verbindungslinie der Symbionten befand sich etwas intermediäres Gewebe aus unregelmäßig gestalteten, reich getüpfelten Zellen. Da die Rindenzellen, sowohl von Abies nobilis (Fig. 9, Taf. XIV) als auch von Abies pectinata, verhältnismäßig leicht nachweisbare, in Gruppen vereinigte Plasmodesmen führen, so wandte ich mich vor allem der Untersuchung der Verwachsungsstellen der Rinde zu. Die äußerlich in dem schwach vergrößerten Bilde des Querschnittes sich markierende Verwachsungsstelle bildete den Ausgangspunkt der Untersuchung. Meine Fig. 10, Taf. XIV stammt nun von einer Stelle her, die in geringer Entfernung von dem oberflächlich vorspringenden Rindenlappen links im Bilde sich befand. Sie habe ich zur Darstellung gewählt, weil sie mir alle Zweifel an einer richtigen Deutung des Gesehenen auszuschließen schien. Eine Reihe größerer Interzellularen bezeichnete hier nämlich auf eine Strecke hin, die Grenze der beiden Bionten und sicherte so die Orientierung. Die Fig. 10, Taf. XIV zeigt eine dieser mit + bezeichneten Interzellularen zur Linken. Von den in der Figur dargestellten Wandstücken mußten die oberen Abies pectinata, somit der Unterlage, das untere mit einem Stern markierte Abies nobilis, somit dem Reis angehören. Sowohl zwischen den beiden zu Abies pectinata gehörenden Zellen, wie zwischen der einen Zelle von Abies pectinata und jener von Abies nobilis zeigte sich die Wandung von schönen Plasmaverbindungen durchsetzt. Sehr eingehend wurde dann auch an einer größeren Anzahl von Schnitten die Verwachsungsstelle innerhalb des intermediären Gewebes, auf das ich zuvor schon hingewiesen habe, untersucht. Auch da glaube ich mit aller Bestimmtheit behaupten zu können, daß die beiden Zellen, die ich in Fig. 11 Taf. XIV mit Pfeilen bezeichnete, verschiedenen Ursprungs waren, und zwar die

oberen Zellen dem Kambium von Abies pectinata, die unteren jenem von Abies nobilis entstammten. Ich habe die diesen beiden Zellen gemeinsame Wand in Fig. 12, Taf. XIV bei stärkerer Vergrößerung dargestellt. Die Plasmaverbindungen innerhalb der Schließhäute der einander entsprechenden Tüpfel waren meist mit Sicherheit zu erkennen. Zweifel, die in diesem Falle übrig bleiben konnten, ob wirklich die in Betracht kommenden Zellen verschiedenen Ursprungs seien, wurden durch den Umstand abgeschwächt, daß überhaupt Zellen ohne korrespondierende Tüpfel in dem ganzen intermediären Gewebe fehlten, dieses Gewebe aber schlechterdings aus den vereinigten Produkten von zwei verschiedenen Kambien hervorgegangen sein mußte. — Zu genau demselben Ergebnis, wie in dem eben geschilderten Falle, gelangte ich auch bei der Untersuchung der Verwachsungsstellen eines aus Picea pungens und Picea excelsa bestehenden Symbionten, dessen Querschnitt ich in dem 31/32mal vergrößerten Bilde Fig. 57, Taf. XV zur Darstellung brachte.

Strasburger machte auch einige physiologische Versuche, welche das über die Fusion der Symbionten Gesagte stützen sollten. Weshalb diese Versuche über das Fehlen oder Vorhandensein der Plasmaverbindungen zwischen den Symbionten nichts beweisen, ist schon früher (Botanische Zeitung 1902, pag. 106) auseinandergesetzt worden. Dort ist auch gesagt, daß der sichere Nachweis der Plasmaverbindungen zwischen den Zellen der Symbionten selbst bei autoplastischen Transplantationen deshalb nicht gelang, weil die sichere Feststellung darüber, ob eine Zellwand, in welcher Plasmaverbindungen zu erkennen waren, zu zwei Zellen der Symbionten *a* und *b* gehörte oder zu zwei Zellen eines der beiden Symbionten nicht möglich war.

Auch Strasburger scheint bezüglich dieser Feststellung nicht ganz sicher gewesen zu sein; wäre er es gewesen, so würde er nicht die Ausdrücke „weil sie mir alle Zweifel an einer richtigen Deutung des Gesehenen auszuschließen schienen“ und „auch da glaube ich mit aller Bestimmtheit sagen zu können“ gebraucht haben. Einen Beweis enthält seine Darstellung dafür nicht, daß ihm diese Feststellung gelungen ist. Ob die beiden in seiner Fig. 10, Taf. XIV abgebildeten Zellen wirklich den beiden Symbionten oder nur einem derselben angehörten, erscheint ganz zweifelhaft. Es ist recht wahrscheinlich, daß der Interzellularraum in der Rinde dieser alten Pfropfungen im Kallusgewebe neu entstanden ist. Herse sagt (1908, pag. 96) zu diesem Thema folgendes: „Je mehr man derartige Verwachsungsgewebe beobachtet, desto mehr kommt man zu der Erkenntnis, daß solche und ähnliche Kriterien, wie Verlauf größerer Interzellularen, Auftreten verdickter Wände usw., nicht genügen können zur sicheren mikroskopischen Feststellung der Verwachsungsgrenze zwischen sonst gleichen Kalluszellen von verschiedenartiger Herkunft.“

Selbstverständlich ist es unmöglich, zu beweisen, daß Strasburger mit der Deutung des einzelnen Falles im Unrecht war, aber wir müssen festhalten, daß ein sicherer Beweis durch Strasburger nicht erbracht und eine genaue Prüfung der ganzen Angelegenheit nötig erscheint.

Man darf vielleicht sagen, daß selbst bei ausgezeichnet wachsenden und sehr gut verbundenen Symbionten oft eine große Neigung des Reises zur Erzeugung von Nebenwurzeln an der Sproßbasis bis zuletzt erhalten bleibt. Wir haben das besonders bei Pfropfungen $\frac{\text{Tomate}}{\text{Kartoffel}}$ beobachtet. Diese Tendenz würde wohl nicht so groß bleiben, wenn durch plasmatische Verbindung der physiologische Pol des Reises von dessen Ende nach der Wurzel der Unterlage verlegt würde.

Tracheen können schon in geringerem Umfange im Kallusgewebe angelegt werden (Schmitthenner, pag. 30). Im Kambium der Verwachsungsregion läßt sich ihre Entstehung leicht verfolgen. Vöchting's (1892) Schilderung des Verlaufs der bei autoplastischer Transplantation gebildeten Leitbündel (pag. 116) und dessen Angabe, daß sich niemals eine bestimmte Grenze zwischen den Elementen der beiden Symbionten (pag. 124) nachweisen lasse, macht es wahrscheinlich, daß dabei ein völliges Aneinanderschließen der trachealen Bahnen erfolgt. Dasselbe ist wohl auch bei heteroplastischer Transplantation zu erwarten, da ja die Pflanze anscheinend leicht zwei Zellwände verschiedener Symbionten zu verbinden vermag, und es braucht ja dann, nach völliger Differenzierung der mit den Membranen verwachsenen Zellen, nur der Protoplast abzusterben, wenn die normale Verbindung der Tracheen erreicht werden soll.

Bei den Siebröhren liegen die Verhältnisse nicht so einfach. Wenn bei ihnen, wie ich annehme, noch eine cytoplasmatische Verbindung durch Plasmabrücken nötig und vorhanden ist, so müßten diese neu entstehen, wenn sich je eine Meristemzelle zweier verschiedener Symbionten berühren, die zu Siebröhrengliedern werden. Ob eine solche Vereinigung statthat, wissen wir nicht. Es findet sich, soweit ich weiß, in keiner der bisher erschienenen Abhandlungen darüber eine Angabe, wie überhaupt die Siebröhren in diesen Untersuchungen kaum eine Erwähnung finden. Zur Entscheidung der in Rede stehenden Fragen werden vielleicht am besten heteroplastische Transplantationen zwischen fleischigen Wurzeln benutzt.

c) Stoffaustausch zwischen Reis und Unterlage.

Wir wenden uns nun denjenigen uns hier besonders interessierenden Erscheinungen zu, welche in Bezug stehen zu den Fällen der Beeinflussungserscheinungen, die man zu II, A, B und C unserer Einteilung dieser Fälle auf pag. 10 rechnen kann. Und zwar wollen wir uns nur mit dem wenigen bekannt machen, was wir über den Stoffaustausch der Komponenten der Transplantationen wissen.

α) Kohlehydrate.

Daß die Wanderung von plastischen Stoffen durch die Verbindungsstelle der Symbionten selbst heteroplastischer Transplantationen stattfindet, lehrt das Gedeihen der Unterlagen auf Kosten der Assimilationstätigkeit des Reises. Plastische Stoffe, die hier in Betracht kommen, sind wesentlich Kohlehydrate sowie Eiweißstoffe und deren Spaltungsprodukte, und wir müssen sagen, daß wir schon nicht wissen, ob nur die Kohlehydrate des Reises oder ob auch Glieder der zweiten der genannten Gruppen an der Wanderung teilnehmen, da es vielleicht für das Gedeihen der Unterlage nicht nötig ist, daß stickstoffhaltige plastische Stoffe vom Reis in die Unterlage übergehen.

Auch über die Wege, auf denen die Wanderung erfolgt, sind wir selbstverständlich völlig im unklaren. Die plastischen Stoffe könnten vielleicht an der Pfropfstelle den Weg allein durch das Parenchym nehmen, da ja die plastischen Stoffe auf sehr kurze Strecken genügend schnell wandern könnten. Freilich ist das nicht sehr wahrscheinlich. Leider sind wir über die Frage, welche Zellformen normalerweise die schnelle Beförderung der plastischen Stoffe übernehmen, noch sehr wenig unterrichtet. Daß in den Tracheen Kohlehydrate befördert werden können, ist sicher, und es ist die Frage, ob Tracheen als Leitungsbahnen für die Kohlehydrate aus dem Reis in die Unterlage und umgekehrt nicht eine größere Rolle spielen, als man gewöhnlich anzunehmen geneigt ist.

Was die Siebröhren leisten, wissen wir nicht. Daß sie „schwierig osmierende Proteinstoffe“ leiten (Pfeffer, Pflanzenphysiologie I, pag. 587) ist Hypothese, und auch für die Annahme, daß sie Leitungsbahnen für die Kohlehydrate seien, fehlen alle Beweise. Die letzte Arbeit, welche sich mit letzterer Annahme beschäftigt, stammt von Czapek (1897, Sitzungsber. der Wiener Akademie, Bd. CVI, Abt. I, pag. 155) und ist leider unbrauchbar, wie eine kritische Studie, die von Herrn Deleano unter meiner Leitung ausgeführt wurde und später veröffentlicht werden wird, zeigte.

Bezüglich der Kohlehydrate hat der eine von uns (Meyer 1886) gezeigt, daß die Zellen verschiedener Spezies mit ein und demselben Monosaccharid recht verschiedenartig umgehen. So z. B. vermögen die Parenchymzellen der Blätter der untersuchten Kompositen aus d-Galaktose keine Stärke zu erzeugen, während Silene inflata daraus reichlich Amylose bildet.

Die gleichen Zellen von Ligustrum vulgare fabrizieren aus d-Lävulose keine Stärke. Es fand sich auch, daß die Parenchymzellen der Blätter von Kampanulazeen aus d-Glukose, d-Galaktose, d-Fruktose in gleicher Weise Stärkekörner aufbauen können.

Wir können mit gutem Grunde annehmen, daß zur Wanderung wesentlich leichtlösliche Kohlehydrate mit kleinen Molekülen Verwendung finden, also wesentlich Monosaccharide und Disaccharide (auch einzelne Zuckeralkohole), und daß alle schwer diffundierenden Polysaccharide vor der Verwendung zur Wanderung erst gespalten werden. Da, wo diese Wanderkohlehydrate gespeichert werden, werden aus ihnen wieder Polysaccharide erzeugt.

Es ist einleuchtend, daß die durch die Pfropfstelle hindurchwandernden Wanderkohlehydrate bei verschiedenen Spezies von Symbionten recht verschiedenartig sein werden, und daß ferner die aus den Wanderkohlehydraten in Reis und Unterlage aufgebauten Reservekohlehydrate je nach Spezies ganz verschieden ausfallen können. Dabei kann aus ein und demselben Wanderkohlehydrat im Reis ein anderes Reservekohlehydrat erzeugt werden als in der Unterlage, ja man könnte daran denken, daß das Wanderkohlehydrat, welches aus dem Reis in die Unterlage eintritt, dort in ein anderes Wanderkohlehydrat umgeformt würde.

Es wird sich allerdings fragen, wie weit die Verschiedenartigkeit des Chemismus zweier Spezies in bezug auf die Kohlehydrate die symbiotische Verbindung dieser Spezies zuläßt.

Zu dem Auseinandergesetzten müssen wir jedoch hinzufügen, daß wir nicht sicher wissen, ob nicht in einzelnen Fällen auch schwerer diffundierende Polysaccharide, wie z. B. Inulin, direkt wanderfähig sind.

Bisher wissen wir über die Physiologie der Kohlehydrate der Symbionten von Pfropfungen noch äußerst wenig, was ja verständlich ist, da die Vorbedingung der Forschungen auf diesem Gebiete ja meist die genaue Kenntnis der Kohlehydratchemie der betreffenden Symbionten ist. Nur einige verwertbare Andeutungen finden sich in der Literatur.

Zuerst mag mit Beziehung zu dem Kapitel über die Beziehungen zwischen Kohlehydraten, die als Reservestoff in den Pflanzenspezies

vorkommen, und der Fähigkeit zur Pfropfsymbiose eine Bemerkung von Daniel (1894) Platz finden Er betont, daß sich Pflanzen derselben Familie oft mit den Reservestoffen der Wurzel der Unterlage wie mit ihren eigenen Reservestoffen entwickeln, so z. B. Sonchus auf Tragopogon, Tragopogon auf Scorzonera, Barkhausia auf Taraxacum, Alliaria auf Kohlrübe, Fenchel auf wilder Möhre, Petersilie auf Sison Amomum. Eine Ausnahme bildet der noch zu besprechende Fall von $\frac{\text{Salat}}{\text{Tragopogon}}$. Diese Tatsache hängt wohl wesentlich damit zusammen, daß die Wander- und Speicherkohlehydrate der betreffenden Spezies einer Familie wesentlich gleich sind.

Weiter ist eine Beobachtung zu verzeichnen, die vielleicht als Fingerzeig dafür gedeutet werden könnte, daß eine ausgiebige Wanderung der Kohlehydrate durch das Parenchym des Kallus anfänglich wenigstens nicht möglich sei. Schmitthenner berichtet (1907, pag. 61) nämlich über die heteroplastischen Transplantationen von Holzpflanzen folgendes: „Solange die Verbindung zwischen den Kopulanten nur aus Kallus besteht, wird die durch das Reis assimilierte Stärke nicht in die Unterlage weiter geleitet, sondern staut sich im Reise an. — Die Weiterleitung der Stärke vom Reis über die Verwachsungsstelle hinaus zur Unterlage setzt mit dem Moment wieder ein, wo durch den allseitig geschlossenen Kambiumring die gemeinsame Holz- und Rindenbildung beginnt."

Ferner macht Daniel (1899, pag. 22 und 43) einige Angaben, von denen man meinen könnte, sie wären zu Schlüssen zu verwerten. Er pfropfte Kopfsalat auf junge und alte Pflanzen von Tragopogon porrifolium. Bei der Pfropfung auf junge Pflanzen fand er, daß der Salat nicht mehr kopfig wurde, die Unterlage verdickte sich kaum und enthielt kein Inulin („il grossit à peine et je n'ai pas observé dans ses issus la moindre trace d'inuline, avec la greffe ordinaire"). Andererseits pfropfte er Salat auf eine alte inulinhaltige Wurzel von Tragopogon porrifolium und sagt darüber folgendes: „— et j'ai constaté que l'inuline du sujet ne passait pas dans le greffon. Aussi, comme les capacités absorbantes de la racine âgée sont très réduites, le greffon meurt desséché faute d'aliments absorbables." Man kann aus diesen Angaben aus verschiedenen Gründen wenig schließen. Einmal können alle angeführten Erscheinungen daher rühren, daß die Verwachsung der Symbionten eine so unvollkommene war, daß die beiden Pflanzen, wenn sie auch wachsen konnten, doch nicht zur Inulinspeicherung kamen; dann weiß man nichts Sicheres über die Kohlehydrate des Salates.

Der Nachweis des Inulins wurde nur mikroskopisch geführt (Daniel 1894, pag. 63), so daß dadurch kleinere Mengen des Inulins wohl übersehen werden konnten.

Einige interessante Angaben finden wir bei Vöchting. Vöchting (1894) pfropfte zuerst ein Reis von Helianthus tuberosus auf Helianthus annuus. Anfangs war die Verbindung harmonisch, später, im August, bildete die Unterlage einen Wulst in der Verwachsungsregion. Im Herbst untersuchte Vöchting die beiden Symbionten durch Einlegen in absoluten Alkohol und Aufsuchen der gebildeten Sphärokristalle auf Inulin.

H. tuberosus zeigte in den Blättern und Blattstielen kein Inulin; in der Achse fand sich oben wenig, nach unten zu mehr und mehr Inulin. Am unteren Teile der Achse waren einige ganz kleine Knöllchen entstanden, in deren Nähe und in denen sich viel Inulin fand. In der Unterlage konnte nach der angewandten Methode kein Inulin nachgewiesen werden. Ferner pfropfte Vöchting umgekehrt ein Reis von H. annuus auf H. tuberosus (pag. 718). Zuerst entwickelte sich das Reis relativ schwach; beim Nachsehen fand Vöchting eine 15 mm lange Knolle an der Unterlage. Nach Entfernung dieser Knolle trat gutes Wachstum des Reises ein. Relativ spät bildete die Unterlage einen schwachen Wulst an der Pfropfstelle. Als die Unterlage im November geerntet wurde, fanden sich an ihr zwei kleine inulinhaltige Knollen.

Aus diesem Resultate kann man folgendes ableiten: Obgleich das Reis von H. tuberosus reich an Inulin war und wahrscheinlich deshalb auch der als Unterlage dienenden Helianthus annuus Lävulose zur Verfügung stellte, konnte diese doch kein Inulin in größerer Menge bilden. Es ist uns leider der Kohlehydratchemismus von H. annuus nicht genügend bekannt, um weitere Schlüsse ziehen zu können. Wir wissen noch nicht einmal sicher, ob H. annuus ganz unfähig ist, Inulin zu bilden. Bei Prantl findet sich über den Inulingehalt von H. annuus nichts[1]).

Es ist gar nicht unwahrscheinlich, daß H. annuus kleine Mengen von Inulin bildet, nur keine stärkere Speicherung desselben durchführt.

---

1) Prantl sagt nur pag. 42: „Mohl's Angabe, Inulin finde sich in den Knollen von H. annuus, ist offenbar ein Versehen" — meint aber damit doch sicher nur, daß Mohl's Angabe sich eigentlich auf H. tuberosus beziehe. Übrigens würde eine negative Angabe bei Prantl auch wenig Wert haben, da Prantl auch sagt, die Achse von H. tuberosus sei frei von Inulin, während Vöchting mit der Alkoholmethode Inulin darin nachweisen konnte.

Dann wissen wir leider nichts von den Zuckerarten, die in den Blättern und der Achse der Pflanze vorkommen. Würden die Monosaccharide der Sonnenrose wesentlich andere sein als die des Topinambur, so würde die Entstehung größerer Inulinmengen in den Knollen von großem Interesse sein. Es könnte sich dann vielleicht zeigen, daß die wachsenden Knollen imstande wären, nicht nur die ihnen in H. tuberosus zur Verfügung stehenden Zuckerarten, sondern auch andere anzusaugen und in Inulin zu verwandeln.

Bemerkenswert ist für uns die Ansammlung des Inulins an der Basis des Reises von H. tuberosus. Sie könnte ja durch die schwache Knollenbildung an der Achse veranlaßt sein, aber es wäre auch möglich, daß eine Tendenz in der Achse bestände, die Nährstoffe nach der Basis zu schaffen, wo die Knollen bei der normalen Pflanze stets gebildet werden. Vöchting rechnet mit dieser Möglichkeit (pag. 720) bei Erklärung der Wulstbildung. Ich glaube allerdings, daß dabei die Sache anders liegt.

β) Die Wanderung des Virus der infektiösen Panachüre.

Nicht ohne Interesse für uns sind die Untersuchungen, welche über die infektiöse Panachure gemacht worden sind. Seit ungefähr 200 Jahren weiß man, daß Panaschierung durch Transplantation übertragen werden kann. Man unterscheidet jetzt zweierlei Arten von Panaschierung (Lindemuth 1907, pag. 811; Bauer 1904, pag. 454), eine infektiöse (infektiöse Chlorose) und eine nichtinfektiöse (Albicatio). Die meist mehr oder weniger samenbeständige Albicatio interessiert uns hier nicht.

Die anscheinend nie samenbeständige infektiöse Chlorose, die als eine Krankheit der Individuen bezeichnet werden kann, dokumentiert sich durch gelbliche Flecken, welche in den Laubblättern auftreten und hervorgerufen werden durch Chlorophyllarmut der relativ klein bleibenden Chloroplasten (Zimmermann 1891). Diese Gelbfleckigkeit kann anscheinend nur durch Transplantation von einer kranken auf eine gesunde Pflanze übertragen werden. Übertragung durch zerquetschtes Gewebe oder durch Preßsaft einer kranken Pflanze gelang nicht (Baur 1904, pag. 457).

Transplantiert man kranke Blätter tragende Sprosse kranker Individuen auf gesunde Individuen und beleuchtet man die kranken Blätter, so nehmen die heranwachsenden, nicht die ausgewachsenen Blätter (Lindemuth 1878, pag. 907) die Gelbfleckigkeit an. Im blattlosen Zustande transplantierte kranke Reiser infizieren erst dann, wenn bunte Blätter an ihnen entstanden sind (Lindemuth 1878, pag. 907). Ver-

dunkelte oder relativ schwachem Lichte ausgesetzte bunte Blätter infizieren nicht. Verdunkelt man die alten, bunten Blätter eines buntfleckigen Abutilon-Individuums, so werden dessen neu entstehende Blätter grün, einerlei, ob die Vegetationspunkte verdunkelt werden oder nicht. Durch alleinige Verdunkelung der embryonalen Blätter wird das Gelbwerden nicht verhindert (Baur 1906a). Das infizierende Agens wandert ziemlich langsam. Ringelung eines Zweiges verhindert die Infektion jenseits der Ringelung entstehender Blätter (Baur 1906, pag. 23).

Wurzelstöcke von gelbfleckiger Sida Napae bildeten in zwei Fällen an Adventivsprossen gelbfleckige Blätter. Wahrscheinlich waren aber hier die Knospen schon angelegt, als die Wurzeln noch an der beblätterten Pflanze saßen (Lindemuth 1907). Die Wurzel vermag das infizierende Agens zu leiten (Lindemuth 1907, pag. 832). Pfropft man eine „immune" Pflanze (Abutilon arboreum) zugleich mit einem fleckenkranken Reise und einem infektionsfähigen gesunden Reise, so kann die Übertragung des infizierenden Agens durch die Achse des immunen Sprosses hindurch stattfinden. Sprosse der immunen Pflanze, welche das infizierende Agens leiteten, infizieren bei Transplantation andere Pflanzen nicht (Baur 1906a, pag. 24, 1906b, pag. 419). Man vergleiche hierzu jedoch auch Lindemuth's Bemerkungen (1907, pag. 819 und 840), wo u. a. Abutilon arboreum als nicht immun bezeichnet wird.

Das sind die wichtigsten Tatsachen. Aus ihnen läßt sich über die Natur des Vorganges, welcher sich bei der Infektion abspielt, nichts Sicheres sagen. Man weiß nicht, ob es sich um Übertragung eines Organismus, eines Anstoßreizes oder eines physiologischen Reizes handelt. Vielleicht darf man vermuten, es handle sich um eine Anstoßleitung, um Übertragung eines chemischen Individuums, welches, bei der Assimilation im Lichte gebildet, auf demselben Wege wandere wie die Assimilate. Da diese Vermutung aber vollständig unzutreffend sein kann, so können wir die hier mitgeteilten Tatsachen für unsere Frage bis jetzt noch nicht weiter verwerten.

γ) Die Wanderung der Blausäure liefernden Glykoside.

Die bei der Spaltung durch Enzyme Blausäure liefernden Glykoside scheinen ähnlich wie die Alkaloide manchmal als Schutzmittel der Pflanze gegen omnivore Tiere wirksam zu sein, und es ist deshalb besonders interessant für uns, zu wissen, ob diese Stoffe die Pfropfstellen durchwandern. Über diese Wanderung von Blausäure liefernden Glykosiden hat Guignard (1907) Versuche angestellt. Zuerst pfropfte er Phaseolus vulgaris und multiflorus (blausäurefrei) auf Phaseolus lunatus (blausäurehaltig) und umgekehrt.

Die Untersuchung auf Blausäure wurde folgendermaßen ausgeführt. Die Pflanzenteile wurden zerkleinert und mit dem 3—4fachen ihres Gewichtes an dest. Wasser 12 Std. bei 20—25° stehen gelassen. Das Destillationsprodukt wurde durch eine enge Röhre auf den Boden eines Kölbchens geleitet, welches etwa 2 %ige Pottaschelösung enthielt. Durch die Berlinerblaureaktion kann man mit Sicherheit weniger als $^1/_{50}$ mg Blausäure nachweisen. Wenn es sich um quantitative Bestimmung handelte, wurde die Liebig'sche Methode mit Silbernitrat angewandt, die von Denigès etwas modifiziert ist (pag. 277 und 278).

Die Resultate waren die folgenden:

Einfache Pfropfungen:

Ph. vulgaris auf Ph. lunatus	Keine Einwanderung von Blausäure in Ph. vulgaris (Pfropfreis).
Ph. lunatus (0,022 % Blausäure) auf Ph. vulgaris	Keine Einwanderung von Blausäure in Ph. vulgaris (Unterlage).

Gemischte Pfropfungen:

Ph. vulgaris auf Ph. lunatus 1. 0,037 % Blausäure 2. 0,04 % „	Keine Einwanderung von Blausäure in das Pfropfreis.
Ph. lunatus auf Ph. vulgaris	Keine Einwanderung von Blausäure in die Bohne.

Auch bei der „Greffe par approche" trat kein Glykosid aus Phaseolus lunatus in Phaseolus vulgaris über.

Ferner untersuchte Guignard das Verhalten von Pfropfungen von Photinia und Cotoneaster auf Cydonia vulgaris.

Die Untersuchung von Cydonia auf Blausäure ergab folgende Zahlen:

Blätter Anfang Oktober	0 %
Rinde der 1jährigen Zweige	0,015 %
„ „ 2 „ „	0,001 %
„ „ 3 „ „	noch weniger Proz.

Ein 3 cm dicker Stamm, der in zwei gleiche Hälften geteilt wurde, enthielt in der Rinde der oberen Hälfte in 87 g etwa $^1/_{20}$ mg Blausäure; die untere Hälfte enthielt nur Spuren von Blausäure. In den Wurzeln fehlt die Blausäure vollständig.

Drei Pfropfungen von Photinia auf Cydonia.

Die Pfropfreiser enthielten:

Nr. 1.	Rinde 0,064 %,	Blätter (1jährig)	0,07 %
„ 2.	„ 0,078 %,	„	„	0,082 %
„ 3.	„ 0,051 %,	„	„	0,115 %.

In die Unterlage war keine Blausäure übergegangen.

Zwei Versuche mit Cotoneaster frigidia auf Cydonia gepfropft.

Es enthielt von Cotoneaster frigida Nr. 1
die Rinde . . 0,048 %
die Blätter . . 0,06 %.
Es enthielt Cotoneaster frigida Nr. 2
Rinde . . . . 0,016 %.

Bei Nr. 1 fand sich keine Spur von Blausäure in der Rinde der Unterlage, bei Nr. 2 eine Spur, die jedoch der Cydonia eigen gewesen sein kann, wie der Autor selbst annimmt.

Cotoneaster bacillaris auf Crataegus.

Die Rinde des Pfropfreises enthielt 0,119 % Blausäure, die der Unterlage keine Spur von Blausäure.

Cotoneaster affinis auf Crataegus.

Rinde von Cotoneaster. . 0,04 %
Blätter im November . . 0,008 %
„ „ Juli . . . . 0,098 %.

Unterlage enthielt keine Blausäure.

Cotoneaster acutifolia auf Crataegus.

Rinde von Zweigen aller Größen gemengt . . 0,021 %
1jähriger Zweig . . . . . 0,038 %.

Unterlage frei von Blausäure.

Bei allen klar liegenden Fällen, in denen die Unterlage oder das Reis völlig von vornherein frei von Glykosid war, zeigte es sich also, daß das Blausäureglykosid nicht wandert. Das ist eine sehr interessante und bei der Feinheit der Blausäurereaktion wohl völlig feststehende Tatsache.

Nach Guignard soll sich dieses bei Pfropfungen von Cotoneaster microphylla auf Cotoneaster frigida anders verhalten, doch werden wir sehen, daß die Schlüsse, welche Guignard zieht, unsicher, ja unberechtigt sind.

Cotoneaster microphylla auf Cotoneaster frigida.

Cotoneaster microphylla III (nicht zur Pfropfung benutzt).
Die Blätter . . . . . 0,12 % Blausäure
Zweigrinde von 1—3 Jahren ca. . . . . 0,05 % „
Zweigrinde mit gleichaltriger Wurzelrinde gemischt 0,018 % „

Cotoneaster microphylla IV (zu Versuch I benutzt).
Blätter . . . 0,092 % Blausäure
Zweigrinde . . 0,06 % „

Cotoneaster microphylla (zu Versuch 19 benutzt).
Blätter . . . 0,076 % Blausäure
Zweigrinde . . 0,038 % „

Cotoneaster frigida I (nicht zur Pfropfung benutzt). Pflanze im Museum d'histoire naturelle kultiviert. Untersuchung im Juni vorgenommen.

Blätter . . . 0,045 % Blausäure
Achsenrinde . 0,016 % „

Cotoneaster frigida II (nicht zur Pfropfung benutzt). Pflanze aus der Baumschule in Croux. Untersucht im Juli.

Blätter . . . 0,058 % Blausänre
Achsenrinde . 0,02 % „

Versuch Nr. I.

Pfropfung von Cotoneaster microphylla I auf ein dreijähriges Exemplar von Cotoneaster frigida von unbekanntem Blausäuregehalt.

Der Stamm der Unterlage wurde in drei Stücke geteilt, das oberste ist mit A, das unterste mit C bezeichnet. Die Rinde der drei Stück zeigte folgenden Prozentgehalt an Blausäure:

A. 30 cm lang	0,013 %
B. 30 „ „	0,0027 %
C. 80 „ „	0,0026 %
Mittel	0,006 %

Versuch Nr. II.

Pfropfung von Cotoneaster microphylla II auf eine dreijährige Unterlage von Cotoneaster frigida von unbekanntem Blausäuregehalt.

Die Rinde der drei je 45 cm langen Stammstücke zeigte folgenden Prozentgehalt an Blausäure:

A.	0,021 %
B.	0,006 %
C.	0,005 %
Mittel	0,012 %

Merkwürdigerweise schließt Guignard aus diesen Resultaten, daß Einwanderung von Glykosid aus dem Reise in die Unterlage stattgefunden habe. Dazu ist folgendes zu bemerken. Guignard hat selbst zwei verschiedene Pflanzen (I und II) aus zwei verschiedenen Gegenden untersucht und den Gehalt der Blätter und der Achsenrinde an Blausäure bei beiden Pflanzen, wie wir sahen, verschieden gefunden:

I.	Blätter	0,045 %,	Rinde	0,016 %
II.	„	0,058 %,	„	0,020 %
Differenz		0,013 %		0,004 %

Das ist wohl noch als eine zufällige Übereinstimmung anzusehen. Denn wenn man die Resultate der Untersuchung seiner drei Individuen von Cotoneaster microphylla ansieht, so kann man wohl annehmen, daß sich die Variation des Blausäuregehaltes bei eingehender Untersuchung als eine viel stärkere herausstellen würde, wie sie es nach diesen zwei Versuchen zu sein scheint.

I.	Blätter 0,092 %,	Rinde 0,060 %	}	Differenz 0,022 %	
II.	„ 0,076 %,	„ 0,038 %	}	Differenz 0,044 %	
III.	„ 0,120 %,	„ 0,050 %			

Bei seinem Versuche Nr. 1 findet Guignard nun in der Rinde im Durchschnitt 0,006 %, im Maximum 0,013 % Blausäure, beim Versuche Nr. 2 im Durchschnitt 0,012 %, im Maximum 0,021 %, also selbst im Maximum nicht mehr als in seinen nicht zur Pfropfung benutzten Pflanzen I und II, die 0,016 % und 0,02 % in der Rinde enthielten; und daraus kann man doch nicht schließen, daß Glykosid aus dem Reise in die Unterlage eingewandert sei. Guignard beruft sich auch nur auf die Erfahrung, daß der obere Teil der Achse der Unterlage auffällig reich an Blausäure war. Aber er hat nicht untersucht, ob das letztere nicht ebenso bei nicht als Unterlage benutzten Achsen des Cotoneaster frigida der Fall ist. Die Erfahrungen, die Guignard an Cydonia gemacht hat (pag. 289), machen es wahrscheinlich, daß es so sein würde; denn Guignard fand im oberen Teile der Rinde des Stammes von Cydonia noch deutlich Blausäure, im unteren kaum merkbare Spuren. Die Wurzelrinde ist stets frei von Blausäure. Die Rinde einjähriger Zweige enthielt übrigens 0,015 %, die zweijähriger 0,001 % Blausäure.

Es läßt sich also aus den zuletzt besprochenen Resultaten nichts Sicheres über die Wanderung der Glykoside aus dem Pfropfreis in die Unterlage schließen, und die negativen Resultate der zuerst mitgeteilten Versuche lassen den Schluß zu, daß in allen Fällen keine Wanderung der Glykoside durch die Pfropfstellen stattgefunden hat.

An die Besprechung der Angaben über die Wanderung der Blausäure liefernden Glykoside schließen wir wohl am besten gleich eine Angabe Daniel's (1898, pag. 135) an. Dieser will bemerkt haben, daß Grünkohl durch aufgepfropfte Alliaria officinalis in seinem Geruch verändert worden sei. Er sagt: „L'odeur du Chou vert se combine à l'odeur alliacée et le goût est lui-même modifié." Freilich ist die Geruchs- und Geschmacksreaktion hier wohl etwas unsicher. Alliaria enthält in jungen Teilen nur Sinigrin (Senföl[$C_3H_5N \cdot CS$], erst später liefert die Pflanze Knoblauchöl ($C_3H_5 \cdot S \cdot C_3H_5$); letzteres müßte demnach in Brassica oleracea übergehen. Versuche in dieser Richtung könnten vielleicht interessante Resultate ergeben. Freilich müßte auch Brassica oleracea auf Glyloside und Senföle vorher noch genauer untersucht werden.

δ) Wanderung von Farbstoffen.

Lindemuth (1878, pag. 936) führt einen Fall der Übertragung eines violetten Farbstoffes durch Pfropfung an. Er pfropfte violette

Triebe einer dunklen Kartoffelsorte (Zebra) auf hellgrüne Triebe einer anderen Kartoffelsorte (Kaliko), deren Knollen mit karminroten Flecken versehen sind. 14 Tage nach der Pfropfung zeigte sich die hellgrüne Unterlage lebhaft karminrot gefärbt. Hier erscheint es uns durchaus wahrscheinlich, daß die Karminfärbung nicht aus der dunkelblauen Kartoffel übertragen, sondern von der Unterlage selbst erzeugt wurde, deren Knolle ja selbst die Fähigkeit zur Erzeugung des roten Farbstoffes besaß. Vöchting (1892, pag. 94) entscheidet sich übrigens bei einem ganz analogen Falle, den er bei der dunkelroten Salat- und einer Futterrübe mit mattroter Wurzel und grünem Reise beobachtete, auch dafür, daß die rote Farbe von der Futterrübe selbst erzeugt worden sei. Hier zeigte es sich allerdings auch, daß die grünen Zweige rot wurden, wenn er sie als Steckling wachsen ließ. An den Verwachsungsstellen roter und farbloser Rüben sah Vöchting auch (pag. 126) die gefärbten und die farblosen Zellen, die gut verwachsen waren, bezüglich ihres Farbstoffgehaltes scharf voneinander getrennt. Vöchting (1892, pag. 92) transplantierte auch buntblätterige Coleus-Formen, Tradescantia-Formen, gefärbte Runkelrüben auf ungefärbte Unterlagen, ohne daß eine Färbung der Unterlagen eintrat. Nur in einem Falle fand er, daß an der Wurzel einer weißen Futterrübe, der als Reis der Zweig einer roten Rübe aufgesetzt war, ein roter Farbstoff auf beträchtlicher Fläche in dem umfangreichen Wulst, der über und unter dem Reis gebildet worden war, aufgetreten war. Vöchting glaubt auch in diesem ohne weiteres für eine Farbstoffwanderung sprechenden Falle nicht an die Wanderung des Farbstoffes aus dem gefärbten in den farblosen Symbionten. Er sagt darüber (pag. 95): „Die mit einer Farbe versehenen Runkelrüben haben die Neigung, an Wundflächen den Farbstoff besonders reichlich zu bilden, und es läßt sich der Gedanke nicht von der Hand weisen, daß die Rübe in unserem Versuche die rote Farbe im Wundgewebe erzeugt habe, trotzdem ihr derselbe ursprünglich nicht eigen war. Man bedenke, wie nahe verwandt die Rassen der Runkelrübe sind und welche Summe von latenten Eigenschaften in einer etwa durch Kreuzung entstandenen Rasse vorhanden sein mögen, auch wenn diese ganz konstant erscheint."

Auch Daniel (1894, pag. 63) sagt: „La matière colorante de la Betterave rouge ne passe pas dans le greffon de l'Oseille".

Danach können wir wohl sagen, daß ein Beweis dafür, daß Farbstoffe durch die Pfropfstelle wandern können, noch nicht erbracht worden ist.

ε) Die Wanderung der Alkaloide.

Die älteste Literaturangabe, welche hier zu erwähnen wäre, stammt von Moens (1882, pag. 375). Die chemischen Untersuchungen von Pfropfungen $\frac{\text{Cinchona Ledgeriana}}{\text{Cinchona succirubra}}$ schienen ihm zu zeigen, daß die Reiser von C. Ledgeriana relativ wenig Chinin und manchmal mehr Cinchonidin enthielten, als es normalerweise der Fall war, während die C. succirubra-Unterlage etwas reicher an Chinin war, als gewöhnlich. Allerdings zeigte der einzige Versuch, für den eine Vergleichsanalyse der ungepfropften C. Ledgeriana vorlag, die Zunahme des Cinchonidins im Reise nicht.

C. Ledgeriana-Individuum, von welchem das Reis stammte	C. Ledgeriana-Reis	C. Succirubra-Unterlage
	Prozentgehalt der Rinden an Alkaloid	
Chinin	11,2	4,89	1,65
Cinchonidin . . .	1,17	—	6,14
Chinidin	—	—	—
Cinchonin	0,57	1,46	2,53
Amorphes Alkaloid .	0,45	1,01	1,37

Moens sagt deshalb auch nur:

„Opmerkelijk is, zoowel het hooge kinine-gehalte der jonge succirubra-bast als het cinchonidine-gehalte dezer jeugdige Ledgeriana-bast, ware het niet, dat onderzoek 2 (die Untersuchung, deren Zahlen eben mitgeteilt worden sind) die meening tegensprak."

Leersum (1900) gibt einen Auszug aus „Jaaresverslagen over de Gouvernementskina-Ondernemingen in de Preanger Regentschappen" vom Jahre 1885 und 1886, der beweisen soll, daß die von Moens vermutete gegenseitige Beeinflussung der Komponenten der Pfropfung tatsächlich existiere. In der Tat scheint es nach den mitgeteilten Zahlen fast, als werde zuerst der Cinchonidingehalt des Reises der Pfropfung $\frac{\text{Cinchona Ledgeriana}}{\text{Cinchona succirubra}}$ durch die Unterlage in der Weise beeinflußt, daß die Menge des Cinchonidins, welches in ihm auftritt, anormal hoch erscheint. Freilich wird ein exakter Beweis dafür auch durch die von Leersum mitgeteilten Tatsachen nicht erbracht.

Es wird zuerst über den Cinchonidingehalt der Rinden verschiedener Mutterbäume der zur Pfropfung verwandten Reiser von Cinchona Ledgeriana berichtet:

Mutterrinde	Baum Nr. 73, 1876	0 %	Cinchonidin
„	„ 73, 1881	0 %	„
„	„ 89, 1877	0 %	„
„	„ 89, 1881	1,17 %	„
„	„ 23, 1874	Spuren	„
„	„ 23, 1881	0,59 %	„
„	„ 23, 1886	0,97 %	„

Ferner wird mitgeteilt wie sich der Cinchonidingehalt der Rinden er von diesen Bäumen stammenden Reiser gestaltet hatte, nachdem ese einige Jahre dem Einfluß der Unterlage von C. succirubra aus-esetzt gewesen waren:

Rinde des Reises vom Baume	Nr. 73,	nach 5 Jahren	3,3 %	Cinchonidin	
„ „ „ „ „ „	89	„ 5 „	1,4 %	„	
„ „ „ „ „ „	23		1,11 %	„	
„ „ „ „ „ „	23		Spuren	„	

Aus diesen Tatsachen geht hervor, daß Cinchona Ledgeriana-Reiser, ie sie aufgepfropft werden, schon bis 1,17 % Cinchonidin enthalten önnen und daß der Gehalt an Cinchonidin sehr variiert. Da man cht weiß, wie sehr der Cinchonidingehalt der verschiedenen Zweige nes Baumes von C. Ledgeriana, die als Reis Verwendung finden önnen, variiert, so ist man nicht imstande mit Sicherheit zu sagen, aß das Resultat nicht durch zufällige starke Entwicklung von Cincho-din zustande gekommen ist, die mit der Unterlage nichts zu tun hat. mmerhin ist, wie gesagt, die Annahme eines solchen Einflusses nicht n der Hand zu weisen.

Ähnlich verhält es sich mit dem Schlusse, daß die Tatsache, daß e Reiser der Pfropfung $\frac{\text{C. Ledgeriana}}{\text{C. succirubra}}$ immer an der Basis mehr Cin-onidin enthalten als an weiter von der Pfropfstelle entfernten Partien, s dem Einflusse der Unterlage herrühre, welcher sich nur auf ringe Entfernung energisch äußere. In der Tat scheint die Tatsache hergestellt, daß der Cinchonidingehalt der Rinde des Reises von m zu $^1/_4$ m Entfernung von der Propfstelle bedeutend abnimmt. as beweisen folgende Zahlen:

. Cinchonidin	0,24 %	Ent van Nr. 23	5 jaar oud,	1. st.	van onderen $^1/_4$ m lang, van 4 boomen gemengd	
do.	Spoor	do. Nr. 23	do.	2. st.	do.	
do.	0 %	do. Nr. 23	do.	3. st.	do.	
do.	0 %	do. Nr. 23	do.	4. st.	do.	3 boomen
do.	0,18 %	do. Nr. 23	do.	1. st.	do.	
do.	Spoor	do. Nr. 23	do.	2. st.	do.	
do.	0 %	do. Nr. 23	do.	3. st.	do.	

27.	Cinchonidin	0,70 %	Ent van	Nr. 23	5 jaar oud.	1. st.	van onderen $^1/_4$ m lang van 4 boomen gemeng
28.	do.	0,48 %	do.	Nr. 23	do.	2. st.	do.
29.	do.	Spoor	do.	Nr. 23	do.	3. st.	do.
30.	do.	Spoor	do.	Nr. 23	do.	1. st.	do.
31.	do.	0 %	do.	Nr. 23	do.	2. st.	do.
32.	do.	0 %	do.	Nr. 23	do.	3. st.	do.

Nur wird nicht mitgeteilt, wie sich normale Zweige der Mutter pflanze bezüglich des Cinchonidingehaltes an Spitze und an Basis de Zweige verhalten.

Zuletzt handelt es sich um die Frage, ob der relativ hohe Chinin gehalt, welcher in der Unterlage der Pfropfungen $\frac{\text{C. Ledgeriana}}{\text{C. succirubra}}$ gefunde wurde, auf einen Einfluß des Reises auf die Unterlage zurückzuführen is Leersum spricht sogar von einer Wanderung des Chinins aus dem Reis i die Unterlage. Pag. 36: „ . . . . maar een gevolg is van de Ledgerian welke op de Succirubra geent is en waarvan het kinine-gehalte in de onderstam overgaat.“ Hier liegt die Sache so, daß der durchschnittlich Chiningehalt der Succirubra-Wurzelrinde 0,9 % beträgt (Cinchonidin gehalt 3,5 %). Der Gehalt der Rinde der Unterlage der Pfropfun $\frac{\text{C. Ledgeriana}}{\text{C. succirubra}}$ wurde aber zu 1,5 % bis über 3 % gefunden. Abe hier erfährt man wieder nichts von dem Gehalt der Rinde der für di Pfropfungen benutzten Unterlage, so daß auch diese Frage nicht siche entschieden wird. Allerdings ist die durch Zahlen belegte Tatsach sehr auffallend und spricht für die Richtigkeit der Annahme von Lee sum, daß die Menge des Chinins in der Unterlage um so höher wir je höher der Chiningehalt des Reises steigt.

Das zeigen folgende Zahlen:

Chiningehalt der Reiser	5,9 %	5,9 %	7,4 %	7,4 %	7,9 %	8,3 %	9,3 %	10,5 %
Chiningehalt der Unterlage	1,75 %	1,8 %	2 %	2,2 %	2,4 %	2,7 %	2,8 %	3 %

Einen klaren Aufschluß über die in Rede stehenden Verhältnis schien die Untersuchung von Strasburger und Klinger im Jahr 1885 (und 1906) zu geben. Danach schien es bewiesen, daß Atrop oder Hyoscyamin oder Scopolamin die Pfropfstelle einer heteroplastische Transplantation zu durchwandern imstande wäre.

Durch Strasburger veranlaßt, untersuchte Klinger 800 Kartoffelknollen, welche an einer durch ein Pfropfreis von Datu Stramonium ernährten Unterlage von Solanum tuberosum entstande

waren, und fand darin Atropin. Strasburger (1885, pag. 49) sagt: „Er (Klinger) fand — Atropin, wenn auch nur in äußerst geringen Mengen; nach seiner Schätzung würden die 800 g Knollen kaum einige Milligramm Atropin enthalten haben.“ Klinger unterwarf übrigens auch 600 g gewöhnlicher Kartoffelknollen der Untersuchung und fand darin weder Atropin noch ein dem Atropin ähnliches Alkaloid.

1906 sagt Strasburger, er erinnere sich, daß Klinger das aus der Kartoffel dargestellte Alkaloid auch auf physiologischem Wege geprüft habe.

H. Lindemuth (1906) teilt mit, daß er 1896 835 g Kartoffelknollen, welche durch ein Pfropfreis von Datura Stramonium ernährt worden waren, von Lewin habe untersuchen lassen, welcher folgendes mitgeteilt habe: „Es würde ihm von großem Interesse sein, zu wissen, auf welchem Wege Herr Dr. Klinger das Atropin isoliert hat. Atropin chemisch nachzuweisen, sei absolut unmöglich. Auf einem sehr umständlichen Wege ließ sich dartun, daß in den Kartoffeln, nach Abtrennung reichlichen Solanins, eine nicht isolierbare Substanz in winzigen Spuren zurückblieb, die das durch Muskarin zum Stillstand gebrachte Froschherz wieder in Bewegung setzte.“

Dazu haben wir schon früher (1897, pag. 137) bemerkt, daß dabei zu beachten sei, daß in der Literatur Angaben vorliegen, daß der Muskarinstillstand auch durch andere Stoffe, wie Guanidin, Kampfer, Veratrin usw. aufgehoben werden könne, so daß es nicht sicher sei, daß der Stillstand wirklich durch Hyoscyamin aufgehoben worden sei.

Der eine von uns (E. Schmidt) hat danach die Nachuntersuchung der wichtigen Versuche von Strasburger und Klinger nochmals mit größter Sorgfalt durchgeführt. Wir geben die Beschreibung der angewandten Methode hier nochmals genau, weil uns diese bei den neuen Versuchen wieder gedient hat.

Es stand uns eine sehr kräftige Pfropfung zur Verfügung. Es waren im Mai 1906 auf drei Zweige einer ausgetriebenen Kartoffelknolle drei Pfropfreiser von Datura aufgesetzt worden, die ungefähr 30 cm hoch geworden waren und ungefähr 800 g bis 7 cm lange, rundliche Kartoffeln gebildet hatten. Die Blüten der Datura wurden stets entfernt, nur eine gut entwickelte, noch nicht völlig reife Kapsel war bei der Kartoffelernte an den Achsen von Datura vorhanden.

Von den geernteten Kartoffeln diente ein Teil (410 g) zur Prüfung auf mydriatisch wirkende Alkaloide. Die hierzu verwendeten Knollen, welche sich also in ihrem Äußeren und in ihren Größen durchaus nicht von den normalen Kartoffeln unterschieden, wurden zu diesem Zwecke

in eine breiartige Masse verwandelt, letztere hierauf mit dem dreifachen Volumen Alkohol von 95 % vermischt und das Gemisch alsdann unter zeitweiligem Umschütteln 6 Tage lang bei einer Temperatur von 20—25° stehen gelassen. Nach dieser Zeit ist die schwach sauer reagierende Flüssigkeit abkoliert, der Rückstand ausgepreßt und unter den gleichen Bedingungen von neuem mit Alkohol extrahiert worden. Die vereinigten Alkoholauszüge wurden hierauf filtriert und durch Destillation im luftverdünnten Raume von Alkohol befreit.

Der erkaltete Destillationsrückstand (*D*) wurde abermals filtriert, alsdann im Scheidetrichter mit dem gleichen Volumen Chloroformäther (2 Teile Chloroform, 5 Teile Äther) überschichtet und nach dem Zusatz von gepulvertem Natriumbikarbonat längere Zeit geschüttelt. Dieses Ausschütteln ist dreimal mit je dem gleichen Volumen Chloroformäther wiederholt worden. Die vereinigten Chloroformätherauszüge sind hierauf unter zeitweiligem Ätherzusatz eingedampft worden, bis durch empfindliches rotes Lackmuspapier eine Abgabe von Ammoniak nicht mehr zu konstatieren war. Der Rückstand wurde hierauf dreimal mit je 5 ccm Wasser, welches schwach mit Salzsäure angesäuert war, ausgeschüttelt und die vereinigten sauren Flüssigkeiten alsdann mit den allgemeinen Alkaloidreagentien auf Pflanzenbasen geprüft. Diese Prüfung fiel jedoch unter Anwendung von je einem Tropfen des sauren Auszuges negativ aus. Erst als dieselbe über Ätzkalk im Vakuum bis auf etwa 2 ccm eingeengt war, konnten schwache Alkaloidreaktionen beobachtet werden.

Da nach den Erfahrungen, welche von dem einen von uns bei der Isolierung mydriatisch wirkender Alkaloide aus pflanzlichem Material vielfach gemacht wurden, es nicht ausgeschlossen war, daß die von dem erkalteten Destillationsrückstande (*D*) abfiltrierten fetthaltigen Massen etwas Alkaloid enthalten konnten, so wurden dieselben wiederholt mit Petroleumäther extrahiert und diese Auszüge alsdann mit Wasser, dem eine geringe Menge Salzsäure zugefügt war, ausgeschüttelt. Diese Auszüge wurden nach dem Verdunsten über Ätzkalk im Vakuum mit den obigen vereinigt.

Zur Identifizierung der anscheinend nur in sehr geringer Menge vorliegenden Alkaloide wurde die Flüssigkeit mit einem Tropfen Goldchloridlösung versetzt und alsdann der freiwilligen Verdunstung überlassen. Hierbei war die Bildung vereinzelter gelblicher Aggregate von winziger Größe zu beobachten, von Aggregaten, welche eine gewisse Ähnlichkeit mit denen zeigten, die, allerdings in größerem Formate, bei der Verdunstung einer unreinen, in entsprechender Weise

aus pflanzlichem Material dargestellten Lösung von Atropin- und Hyoscyamingoldchlorid auftreten. Ein wiederholt ausgeführter Versuch, diese winzigen Partikelchen nach vorsichtiger Entfernung der kleinen Mengen von Mutterlauge durch Umkristallisation in die typischen Formen des Atropin- bzw. Hyoscyamingoldchlorids überzuführen, mißlang, indem an deren Stelle stets nur wenige amorphe, gelbe Flocken resultierten.

Die Chloroformätherauszüge, welche bei dem weiteren Ausschütteln des Kartoffelextraktes nach Zusatz von Sodalösung noch erhalten wurden, lieferten selbst in konzentrierterer Lösung kaum noch Alkaloidreaktionen. Da bei der weiteren Prüfung dieser Auszüge sich auf chemischem Wege noch weniger ein positiver Anhalt für das Vorhandensein eines mydriatisch wirkenden Alkaloids ergab, als dies bei denen, welche aus dem mit Natriumbikarbonat alkalisierten Kartoffelextrakte resultierten, der Fall war, so wurden beide Lösungen vereinigt, um zur physiologischen Prüfung verwendet zu werden. Nach Entfernung des Goldes aus den gesamten jetzt vorliegenden Lösungen und Ausscheidungen durch Schwefelwasserstoff wurden die Flüssigkeiten zu diesem Zwecke im Vakuum über Ätzkalk verdunstet und der winzige Rückstand zur Beseitigung der letzten Salzsäurespuren noch mehrere Tage lang im Vakuumexsikkator über Ätzkalk aufbewahrt. Zur weiteren Reinigung ist der Verdunstungsrückstand schließlich noch mit Alkohol extrahiert und die filtrierte Lösung von neuem im Vakuum verdunstet worden.

Die Herren DDr. A. Lohmann und M. Schenck hatten die Güte, jenes Produkt im hiesigen physiologischen Institut an dem Auge einer Katze auf seine mydriatische Wirkung zu prüfen. Es konnte jedoch innerhalb einer fünfstündigen Beobachtungszeit nicht die geringste Pupillenerweiterung konstatiert werden.

Da nach den Beobachtungen von Donders und Ruyter[1]) noch durch einen Tropfen einer Atropinlösung 1 : 130000 Pupillenerweiterung eintritt und auch Hyoscyamin dieselbe Wirkung, nur etwas langsamer, aber um so nachhaltiger verursacht (Dragendorff l. c.), so ist wohl kaum anzunehmen, daß in den 410 g der zur Untersuchung benutzten Kartoffeln die Mydriatica in nachweisbarer Menge enthalten waren.

Um weiter einen Anhalt zu gewinnen wie sich normale Kartoffeln unter den beschriebenen Bedingungen chemisch und physiologisch verhalten, wurde 1 kg davon in der gleichen Weise einer Prüfung unterzogen. Das Verhalten des erzielten Extraktes war durch-

---

1) Dragendorff, Ausmittelung von Giften.

aus das gleiche wie das der Datura-Kartoffelauszüge. Die Chloroformätherausschüttelungen lieferten hier eine Flüssigkeit, welche nach Konzentration auf etwa 2 ccm mit den allgemeinen Alkaloidreagentien Reaktionen gab, die unter Berücksichtigung der größeren Menge des angewendeten Untersuchungsmaterials naturgemäß etwas stärker ausfielen als die früher beobachteten. Bei der Prüfung mit Goldchlorid traten dieselben Erscheinungen auf, wie dieselben oben beschrieben wurden. Auch hier ließen sich die in geringer Menge ausgeschiedenen gelblichen Aggregate nicht durch Umkristallisation in eine greifbare Form überführen. Die durch Schwefelwasserstoff wieder von Gold befreiten Lösungen wurden daher auch in diesem Falle, nach Entfernung der freien Salzsäure und der sonstigen Beimengungen in der im vorstehenden angegebenen Weise, zur physiologischen Prüfung verwendet. Herr Professor Dr. A. Heffter hatte die Güte, letztere auszuführen und als Resultat derselben mitzuteilen, daß sich auch dieses Produkt als ganz wirkungslos auf die Katzenpupille erwiesen hat.

Nach diesen Beobachtungen schien es zunächst nur noch erforderlich zu sein, noch den direkten Beweis zu erbringen, daß die zum Nachweis des Hyoscyamins angewendete Methode auch den Grad von Zuverlässigkeit und Empfindlichkeit besitzt, welcher für diese Zwecke nötig ist.

Zu letzterem Zwecke wurde 1 kg Kartoffeln in der im vorstehenden dargelegten Weise einer erneuten Prüfung unterzogen, nachdem dem Kartoffelbrei 2 mg Hyoscyamin zugefügt waren. Die hierbei erzielten Auszüge zeigten auch in verdünntem Zustande, d. h. ohne vorherige Konzentration über Ätzkalk im Vakuum, mit den allgemeinen Alkaloidreagentien deutliche Alkaloidreaktionen.

Zur Identifizierung des vorhandenen Alkaloids mit Hyoscyamin bzw. dessen Umlagerungsprodukt, dem Atropin, wurden diese Auszüge in zwei gleiche Teile (A und B) geteilt.

Teil A wurde im Vakuum über Ätzkalk verdunstet, der Rückstand mit absolutem Alkohol extrahiert und diese Lösung hierauf von neuem im Vakuum verdampft. Mit dem Verdunstungsrückstand wurde alsdann die Vitali'sche Reaktion ausgeführt. Dieselbe trat in einwandfreier Weise ein.

Teil *B* wurde mit einem Tropfen Goldchloridlösung versetzt und alsdann der freiwilligen Verdunstung überlassen. Es gelangten hierbei kleine gelbe Aggregate zur Ausscheidung, die in dem Äußeren durchaus an die erinnerten, welche bei der Verdunstung einer unreinen, in

entsprechender Weise aus pflanzlichem Material dargestellten Lösung von Atropin- bzw. Hyoscyamingoldchlorid auftreten. Nach Entfernung der Mutterlauge traten bei vorsichtigem Umkristallisieren aus schwach salzsäurehaltigem Wasser diese eigenartigen Formen von neuem auf. Zur Ermittelung des Schmelzpunktes war jedoch die Menge dieser Ausscheidungen zu gering.

Zur weiteren Kennzeichnung wurden daher diese Aggregate in Wasser gelöst, diese Lösung im Verein mit der Mutterlauge durch Schwefelwasserstoff von Gold befreit und die filtrierte Flüssigkeit von neuem über Ätzkalk im Vakuum verdunstet. Nach weiterer Reinigung durch Extraktion mit absolutem Alkohol und erneutes Verdunsten resultierte schließlich ein Rückstand, der zur physiologischen Prüfung Verwendung fand.

Die Herren DDr. A. Lohmann und M. Schenck hatten die Güte, auch dieses Produkt im hiesigen physiologischen Institut an dem Auge einer Katze auf seine mydriatische Wirkung zu prüfen. Nach Verlauf von 20 Minuten konnte hierbei eine deutliche Pupillenerweiterung konstatiert werden.

Erwägt man, daß der mit 2 mg Hyoscyamin versetzte 1 kg betragende Kartoffelbrei nur einmal mit der dreifachen Menge Alkohol extrahiert und abgepreßt war, und berücksichtigt man die bei dieser Operation unvermeidlichen Verluste an Alkaloid, so erhellt, daß nach dem angewendeten Untersuchungsverfahren sich in 500 g Kartoffeln noch weniger als 1 mg Hyoscyamin, sowohl chemisch als auch physiologisch, nachweisen läßt.

Wenn die früher zur Untersuchung verwendeten Datura-Kartoffeln daher überhaupt Hyoscyamin enthielten, so durfte nach diesen Erfahrungen die Menge jenes Alkaloids für die zur Prüfung benutzten 410 g weit weniger als 1 mg betragen haben.

Aus diesen Untersuchungen ging also zuerst hervor, daß in der normalen Kartoffelknolle, die nicht als Unterlage gedient hatte, Spuren von Körpern enthalten waren, welche die allgemeinen Alkaloidreaktionen gaben, wenn die Kartoffeln nach der angewandten Methode behandelt wurden. Zweitens zeigten die Untersuchungen, daß 2 mg Hyoscyamin, welche 1 kg normaler Kartoffeln beigemengt worden waren, bei dieser Methode mittelst Goldchlorids nicht sicher aufzufinden waren, wohl aber durch den physiologischen Versuch wieder erkannt werden können. Drittens ist nachgewiesen, daß keine physiologisch erkennbare Menge von Atropin in den Kartoffelknollen der Pfropfung vorhanden war; wenn überhaupt etwas Atropin darin vorkam, so konnte es in 1 kg nur viel weniger als 2 mg gewesen sein.

Im Jahre 1906 und 1907 hat Ch. Laurent (1906, 1908) eine Reihe von Untersuchungen mit Atropa Belladonna und Solanum Lycopersicum vorgenommen, die für uns von großem Interesse sind.

Er stellte gewöhnliche Pfropfungen $\frac{\text{Belladonna}}{\text{Tomate}}$ und $\frac{\text{Tomate}}{\text{Belladonna}}$ her und auch solche Pfropfungen, bei denen an der Unterlage ein Zweig gelassen wurde, dessen Entwicklung durch Beschneiden so reguliert wurde, daß das Reis nicht abstarb (greffage mixte von Daniel: $\frac{\text{Belladonna}}{\text{Tomate z.}}$, gemischte Pfropfung).

Leider gibt der Autor über die angewandte Bestimmungsmethode nichts genaues an, spricht nur in dem unten wiedergegebenen Satze von der Methode Stas-Otto und der Ausschüttelung mittelst Chloroforms. Man bleibt also über die Genauigkeit der quantitativen Bestimmungen im unklaren.

Er hat zuerst (1906, pag. 6) gemischte Pfropfungen von Reisern der Belladonna auf dieser Unterlage von Tomate ($\frac{\text{Belladonna}}{\text{Tomate}}$) ausgeführt und die Extrakte aus der Unterlage qualitativ auf Alkoloid untersucht.

Er macht über diese Untersuchung folgende Angabe:

Tabelle A.

Resultat der qualitativen chemischen und physiologischen Untersuchung der Unterlage und ihres Zweiges der Pfropfung $\frac{\text{Belladonna}}{\text{Tomate z.}}$

		Zweig der Hauptachse		Hauptachse		
	Frucht	Obere Achse	Obere Blätter	Untere Achse	Untere Blätter	Wurzeln
Chem. Untersuchung fiel aus	negat.	negativ	negativ	positiv	negativ	positiv
Physiologische Untersuchung fiel aus	negat.	negativ	negativ	positiv	positiv	positiv

Tabelle B.

1908 (pag. 101) gibt Laurent die Resultate einer anderen gleichen Untersuchung gemischter Pfropfungen $\frac{\text{Belladonna}}{\text{Tomate z.}}$ und $\frac{\text{Tomate}}{\text{Belladonna z}}$

	Tomate als Unterlage			Tomate als Reis		Tomate ungepfropf	
	Frucht	Sproß	Wurzel	Frucht	Sproß	Frucht	Sproß
Jodjodkalium	+	+	+	—	—	—	—
Pikrinsäure	—	+	+	—	—	—	—
Vitalis R.	rot	rot	violett	rot	rot	rot	rot
Physiol. R.	+	+	+	—	—	—	—

Dazu bietet wohl die folgende Angabe aus der 1908 erschienenen Arbeit (pag. 96) eine Ergänzung, in der der Autor sagt:

„J'ai recherché s'il y avait eu passage d'alcaloides dans la plante sujet; après avoir traité les tiges et les racines de la tomate sujet, coupée au-dessous du bourrelet, par le procédé ordinaire de recherche des alcaloides (Méthode de Stas-Otto), j'ai obtenu une petite quantité d'un produit qui a présenté les réactions des alcaloides mydriatiques.

Des solutions chloroformiques d'épuisement de mes extraits hydro-alcooliques de Tomate j'ai chassé le chloroforme par évaporation au bain-marie a 100°; les produits que j'ai obtenus à six reprises différentes étaient peu colorés ou légèrement colorés en brun; une partie mise sur la lame du microscope m'a présenté cinq fois sur six des cristaux ayants une certaine analogie avec ceux de l'atropine du Codex que j'examinai comparativement.

J'ai dissous ces residus dans 4 ou 5 cm cubes d'eau sulfurique et j'en ai fait des solutions aussi neutres que possible; elles m'ont donné les caractères des alcaloides avec les principaux réactives: tannin iodure de potassium ioduré, iodure de mercure et de potassium, acide picrique, ect.; la réaction de Vitali (acide azotique fument plus une ou deux gouttes de potasse alcoolique après évaporation: coloration violette) a été positive cinq fois sur six.

Cinq de ces solutions m'ont permis de constater des effets mydriatiques chez le chat et le chien; sur moi même j'ai obtenu également la réaction physiologique.

J'avais traité comparativement les mêmes parties de la Tomate témoin, et les residus ne m'ont donné aucun effet mydriatique; certaines réactions chimiques ont été cependant positives, la réaction de Vitali m'a donné une coloration rouge vive très nette au lieu de la coloration violette intense qu'elle donne avec les alcaloides de la Belladone. J'ai effectué les mêmes expériences sur les feuilles, les tiges, les fruits de la Tomate greffée sur Belladone; j'ai obtenu quelques unes des réactions chimiques précédentes (iodure de mercure et de potassium, tannin), rien avec l'acide picrique, coloration rouge avec l'iodure de potassium ioduré, mais pas de précipité; enfin je n'ai constaté aucune action mydriatique sur les animaux."

Daraus würde man schließen dürfen 1. daß in der Tomate ein alkaloidähnlicher Körper vorhanden ist, der bei der Vitalischen Reaktion sich lebhaft rot färbt, mit Kaliumquecksilberjodid einen Niederschlag, mit Jodjodkalium wenigstens eine Rotfärbung gibt; denn wenn auch

die zwei letzten Reaktionen von Tomatenreisern herrühren, die auf Belladonnaunterlage gepfropft wurden, so nimmt doch Laurent an, daß in diese Reiser kein Alkaloid aus der Belladonna eindringe. Quantitative Untersuchungen über den Gehalt der Tomate an Alkaloiden hat Laurent nicht vorgenommen; 2. würde man wohl schließen dürfen, daß doch in dem Tomatenreis der Pfropfung $\frac{\text{Belladonna}}{\text{Tomate}}$ ein Körper enthalten sei, der in der normalen Tomatenpflanze nicht vorkommt und dem Atropin eigene Reaktionen zeigt. Würde man annehmen, daß dieses Alkaloid aus der Belladonna eingewandert sei, nicht durch den Reiz der Unterlage in dem Reis gebildet worden sei, so würde man mit Laurent (1906, pag. 7) wohl auch sagen dürfen, daß in die Hauptachse und die unteren Blätter, die direkt unter der Pfropfstelle standen, und in die Wurzel am meisten Alkaloid eingewandert sei, während der Zweig und dessen Frucht weniger Alkaloid erhalten hätten als die Hauptachse.

Weiter gibt Laurent (1906, pag. 5) an, daß er bei gewöhnlichen Pfropfungen $\frac{\text{Tomate}}{\text{Belladonna}}$ niemals Alkaloid in dem Tomatenreis nachweisen konnte.

Die quantitativen Untersuchungen ergeben bezüglich der uns hier zuerst interessierenden Fragen folgende Resultate:

Er fand zuerst 1906 (pag. 4) bei Pfropfungen $\frac{\text{Belladonna}}{\text{Tomate}}$ verglichen mit aus von gleichen Pflanzen wie die Reiser stammenden Ablegerpflanzen folgende Mengen „Atropin" (Methode und Berechnung, wie gesagt, uns unbekannt) in 100 Trockensubstanz.

Tabelle C.

Blätter der normalen Belladonna	Blätter des Reises von $\frac{\text{Belladonna}}{\text{Tomate}}$	Wurzeln der Unterlage von $\frac{\text{Belladonna}}{\text{Tomate}}$
0,322	0,312	0,008
0,314	0,224	0,0065
0,319	0,200	0,0082
Durchschnitt 0,318	0,245	0,0076

Ferner bei gemischten Pfropfungen $\frac{\text{Belladonna}}{\text{Tomate z.}}$, verglichen mit Ablegerpflanzen. „Atropin" in 100 Trockensubstanz (1906, pag. 5):

Tabelle D.

	Blätter der normalen Belladonna	Blätter des Belladonna-reises auf der Tomate	Wurzel der als Unterlage dienenden Tomate	Achse der als Unterlage dienenden Tomate (wohl vielleicht mit dem Zweig der Tomate)
	0,322	0,198	0,008	0,0025
	0,314	0,247	0,009	0,0038
	0,319	0,275	0,012	0,004
Durchschnitt	0,318	0,240	0,0096	0,0034

Wenn die Tomaten selbst bei dieser quantitativen Untersuchung, deren Methode wir nicht kennen, keine Base („Atropin") liefern sollten, so würden diese Resultate unbedingt beweisen, daß unter dem Einflusse des Reises jetzt eine Base in ihr auftritt. Und zwar würde in der Wurzel der Unterlage mehr, in der Achse (vielleicht mit dem Zweige [1])) weniger von der Base vorhanden sein. Es würden dann diese Resultate mit der qualitativen Untersuchung stimmen, und da diese das Vorhandensein eines Alkaloides, welches die chemischen und physiologischen Reaktionen des Atropins gibt, sehr wahrscheinlich gemacht haben, so könnte man sagen, daß unter dem Einflusse des Reises nun anscheinend ein Solanaceenalkaloid in relativ kleiner Menge in der Tomate *b* auftritt. Immerhin erscheint die Menge des in der Tomate auftretenden Alkaloids respektabel, denn im Maximum sind in der Unterlage 0,01 % gefunden worden gegen 0,3 % in dem Reis. Demgegenüber erscheinen die qualitativen Reaktionen etwas gering, so daß man wohl daran denken kann, daß in der Tat durch die Methode des Autors etwas zu große Mengen von Alkaloid in der Tomate angezeigt werden.

Daß Atropin in der Tomate auftritt, ist natürlich durch die Resultate nicht bewiesen. In der Belladonnapflanze können auftreten Hyoscyamin, Atropin, ferner Apoatropin und Scopolamin. Wenn letztere auch nur in der Wurzel gefunden sind, so können sie dann doch voraussichtlich in kleinen Mengen auch in den Sprossen gebildet werden. Von diesen Alkaloiden haben Atropin, Hyoscyamin und Scopolamin mydriatische Eigenschaften. Die Vitalische Reaktion wird von Atropin, Hyoscyamin und Scopolamin gegeben. Alle geben die gewöhnlichen Alkaloidreaktionen. Welche von diesen Alkaloiden die Erscheinungen hervorriefen, ist also nicht bekannt; ja es könnte sogar ein anderes noch unbekanntes Alkaloid mitwirken, welches von der Tomate gebildet sein könnte.

1) Laurent schreibt (1908, pag. 98): „Tige Tomate sujet Racines", was nicht ganz eindeutig ist.

Laurent ist in seiner letzten Abhandlung (1908) auch relativ vorsichtig im Schließen; er sagt pag. 103:

„Résumé. — D'après les renseignements qui sont indiqués dans ce chapitre, on peut dire qu'à la suite de certaines greffes on a constaté la présence dans l'une des plantes, de substances qui sont fabriquées dans l'autre.

Actuellement, il est bien difficile de savoir, si ces substances traversent le bourrelet ou résultent de l'action de la plante qui en fabrique naturellement sur celle qui n'en contient pas à l'état normal; mais, chaque fois que cette dernière est dotée d'une nouvelle substance, il est indéniable que la greffe a provoqué dans cette plante une anomalie de son chimisme."

Er meint aber doch, und das wohl mit dem Recht der Wahrscheinlichkeit, daß es sich bei dem Alkaloid der Tomatenunterlage um ein solches handle, welches in der Belladonna vorkommt. Auch für die Annahme, daß das Erscheinen des Alkaloides in der Tomate auf Einwanderung aus der Belladonna beruhe, ist er. Es bestimmt ihn dazu hauptsächlich die Erfahrung, daß, wie schon aus der Tabelle C und D hervorgeht, die normalen Pflanzen in ihren Blättern mehr Alkaloid enthalten als die Reiser von der Pfropfung $\frac{\text{Belladonna}}{\text{Tomate}}$. Er gibt dafür noch mehr Zahlen als hier angeführt sind. Uns scheinen für diesen Schluß die Alkaloidmengen in den Unterlagen zu klein, die Differenzen zwischen den Blättern der Normalpflanzen und der Reiser zu groß zu sein. Auch hat er Belladonnawurzeln im November in der Ruheperiode und im Februar untersucht, wo sie beginnen, unterirdische Sprosse zu treiben und auch in diesen Sprossen die Alkaloide bestimmt. Er findet im Durchschnitt ungefähr folgendes (Berechnung nach der Tabelle in 1906, pag. 7):

Wurzeln	im Nov.	0,307 %
Wurzeln	im Febr.	0,295 %
Unterirdische Sprosse	im Febr.	0,308 %.

Er schließt daraus, daß das Alkaloid wohl wandere in der Belladonna, nicht in den jungen Sprossen erzeugt werde, indem er sagt (1906, pag. 8):

„Cependant avant les analyses de février, la Belladone, au moyen de ses réserves, a fabriqué de jeunes pousses souterraines qui renferment de l'Atropine ainsi que l'indique le tableau.

Cette Atropine ne peut provenir que de deux sources: soit de l'Atropine qui préexistait dans la racine; soit d'une nouvelle production

de l'alcaloide au dépens des réserves utilisées dans la première période de végétation. Par suite de la production de nouveaux tissus au dépens de la racine primitive le poids brut de cette racine diminue, le pourcentage d'alcaloide doit être augmenté si l'Atropine de novembre reste entièrement dans la racine; or le pourcentage restant sensiblement le même on se trouve porté a supposer qu'une certaine quantité d'Atropine a été appelée dans les bourgeons."

Auch hier stimmen die quantitativen Verhältnisse schlecht, doch möchten wir betonen, daß diese Tatsachen immerhin, wenn die Wanderungsfähigkeit der Alkaloide noch wahrscheinlicher gemacht werden kann, als mit der Wanderung der Alkaloide im Zusammenhang stehend aufgefaßt werden darf.

Rekapitulieren wir also noch einmal ganz kurz. Wenn wir die wahrscheinliche Annahme machen, daß in der Tomate kein mydriatisch wirkendes Alkaloid vorkommt, so geht aus den Tabellen A und B hervor, daß in den Pfropfungen $\frac{\text{Belladonna}}{\text{Tomate z.}}$ ein Alkaloid in kleiner Menge aus dem Reis in die Unterlage übergegangen war. Die Hauptmenge scheint sich dabei in der Wurzel der Unterlage zu finden, weniger in Achse, Blatt und Frucht. Die quantitativen Untersuchungen ergeben anscheinend zu hohe Zahlen; jedenfalls müßte erst geprüft werden, wieviel nach der vom Autor angewandten Methode in den normalen Tomaten „Alkaloid" gefunden würde.

Die zuletzt besprochenen Arbeiten beschäftigten sich mit dem Verhalten des Atropins und seiner Verwandten. Außerdem finden wir in der Literatur noch Versuche, welche mit zwei nikotinhaltigen Pflanzen, mit Nicotiana Tabacum und Nicotiana affinis (Nicotiana alata) von Grafe und Linsbauer 1906 angestellt worden sind.

Grafe und Linsbauer experimentierten mit Nicotiana affinis und Nicotiana Tabacum, die sie wechselweise aufeinander pfropften. Sie betrachten N. affinis als nikotinfrei oder so nikotinarm, daß sie ihren Nikotingehalt nicht in Betracht ziehen; da aber N. affinis Nikotin enthält und anzunehmen ist, daß ihr Nikotingehalt ähnlichen Schwankungen unterliegt wie der von N. Tabacum, deren Alkaloidgehalt zwischen 0,7 % und 5 % schwankt, so ist dieses Vorgehen wohl etwas unkritisch und läßt leider Zweifel an der Zuverlässigkeit der Resultate entstehen. Es hätte eine größere Anzahl von Individuen der benutzten N. affinis genau auf ihren Alkaloidgehalt untersucht werden müssen.

Die Versuche der Autoren zeigten nun, daß N. affinis stets Nikotin enthielt (0,84 bis 3,56 %), wenn sie als Pfropfreis einer Pflanze von

N. Tabacum mit ungefähr 4% Nikotingehalt aufsaß oder wenn sie als Unterlage für N. Tabacum diente. Die Autoren machen auch einen Versuch, welcher die Frage entscheiden soll, ob die Fähigkeit von N. affinis, Nikotin zu bilden, gesteigert werde, wenn sie mit N. Tabacum verbunden werde. Sie pfropften N. Tabacum auf N. affinis. Am 9. April schnitten sie das Reis unterhalb der Pfropfstelle ab und ließen die Unterlage Zweige bilden, deren Alkaloidgehalt am 15. Mai 0,33% betrug. Danach vermuten die Autoren, „daß die Befähigung der Unterlage zur Nikotinbildung durch die Wirkung des nikotinreichen Edelreises gesteigert wird". Unserer Meinung nach liegt kein Grund zu dieser Vermutung vor. Man könnte, wenn man sich auf die Angaben der Autoren stützt, sehr wohl annehmen, daß die 0,3% Alkaloid eingewandert seien, da ja die Unterlage vor dem Abschneiden des Pfropfreises von letzterem 2,9% Alkaloid zugeführt erhalten haben könnte. Freilich dürfte man auch annehmen, daß N. affinis die 0,3% Alkaloid selbst gebildet habe.

Wären die Resultate der Versuche von Grafe und Linsbauer einwandfrei, so würden sie beweisen, daß bei zwei nahe verwandten, nikotinbildenden Pflanzen das Nikotin äußerst leicht durch die Pfropfstelle hindurchwandern kann.

Werfen wir zuletzt noch einen Blick auf alles, was wir über die gegenwärtige Beeinflussung von Symbionten, die beide Alkaloid enthalten oder von denen nur einer Alkaloid führt, wissen, so können wir darüber folgendes sagen.

Moen's (1882) und Leersum's (1899) Arbeit erbringen keinen sicheren Beweis für die gegenseitige Beeinflussung der Chinin- und Cinchoninproduktion der beiden Symbionten $\frac{\text{Cinchona Ledgeriana}}{\text{Cinchona succirubra}}$, doch läßt sich das Resultat der Untersuchung so deuten, als sei es durch eine solche Beeinflussung zustande gekommen.

Strasburger's und Klinger's (1885) Notiz, in welcher der Beweis erbracht erschien, daß ein pupillenerweiterndes Alkaloid aus dem Reis der Pfropfung $\frac{\text{Datura Stramonium}}{\text{Solanum tuberosum}}$ in die Knollen der Unterlage einwandere, leidet an Unsicherheit der Angaben. Aus unseren Versuchen (1907) geht mit Sicherheit hervor, daß in den Kartoffeln nach der von uns angewandten Methode ein Körper nachgewiesen wird, der die allgemeinen Alkaloidreaktionen gibt, aber nicht pupillenerweiternd wirkt; ferner, daß mittelst dieser Methode noch 2 mg Hyoscyamin in 1 Kilo Kartoffeln durch die allgemeinen Alkaloidreagentien und die pupillen-

erweiternde Wirkung und die Vitalische Reaktion aufgefunden werden können. Vorzüglich aber zeigen sie, daß auch bei bestem Gedeihen der Pfropfung $\frac{\text{Datura Stramonium}}{\text{Solanum tuberosum}}$ kein pupillenerweiterndes Alkaloid in die Kartoffelknollen überzugehen braucht.

Mit einigem Vorbehalt sagen die Resultate der qualitativen Untersuchung der Pfropfungen $\frac{\text{Atropa Belladonna}}{\text{Solanum Lycopersicum}}$ durch Laurent (1906/7) aus, daß ein Durchtritt eines pupillenerweiternden und die Vitalische Reaktion gebenden Körpers durch die Pfropfstelle stattgefunden hat. Bei Pfropfungen $\frac{\text{Solanum Lycopersicum}}{\text{Atropa Belladonna}}$ soll ein solcher Durchtritt nicht statthaben.

Die Methode der Versuche von Grafe und Linsbauer ist nachweislich ungenügend, weshalb die Resultate nicht brauchbar sind.

II. Neue Untersuchungen über die Wanderung der Alkaloide durch die Pfropfstellen heteroplastischer Transplantationen.

A. Das Material für die Untersuchungen.

a) Versuche über Pfropfungen $\frac{\text{Datura Stramonium}}{\text{Solanum tuberosum}}$.

Es wurden im Frühjahr 1908 im botanischen Garten Pfropfungen von Datura Stramonium auf Solanum tuberosum hergestellt. Nachdem die Spätkartoffeln ausgetrieben hatten und die Keimpflanzen von Datura genügend groß waren, wurden die Pfropfungen am 13. Juli vorgenommen. Bis zum 11. Juli standen die Pfropfungen unter Glas, im Warmkasten, dann wurden sie in das Freie gepflanzt, gut schattiert und gepflegt, bis sie kräftig entwickelt waren. Die Reiser standen in ihrer Entwicklung kaum den Pflanzen von Datura Stramonium, die daneben im Beete standen, nach. Eine Reihe der Pfropfungen wurden hier, wie in anderen Fällen, zur mikroskopischen. folgende wurden zur makroskopischen Untersuchung benutzt:

Nr. 1. Den drei Datura-Reisern, welche auf die Triebe einer Kartoffel aufgesetzt worden waren, wurden rechtzeitig die Blüten genommen, dann wurden sie am 9. Sept. verdunkelt. Am 25. Sept. wurde die Pflanze gesammelt. Das Reis hatte alle ausgewachsenen Blätter, mit Ausnahme der jungen etiolierten, verloren. Die geernteten Teile hatten im frischen Zustande folgendes Gewicht:

b) Kartoffeln, Frischgewicht . . . . . 690 g,
c) Kartoffelachse mit dünnen Ausläuferbasen, Frischgewicht . 13 g.

b) Versuche über Propfungen $\frac{\text{Nicotiana Tabacum}}{\text{Nicotiana affinis}}$.

α) Normale Pflanzen von N. affinis und von N. Tabacum.

Nr. 2. N. affinis.

A. Es wurde im Frühjahr 1908 zwei Beete von Sämlingen von Nachkommen von Pflanzen, von denen eine in der Trockensubstanz

der Blätter . . . . . 0,0313 %
der Achsen . . . . . 0,0228 % Alkaloid

enthielt, angepflanzt.

Die Pflanzen entwickelten sich üppig und blühten reichlich, als von ihnen am 8. Aug. von neun verschiedenen Pflanzen je alle Blätter gesammelt wurden.

B. Von 10 auf anderen Beeten erwachsenen Pflanzen wurden die unterirdischen Teile, d. h. je das unterirdische Achsenstück mit allen daran sitzenden Wurzeln, von den betreffenden Pflanzen abgeschnitten und dann getrocknet.

Nr. 3. Nicotiana Tabacum.

Es wurde ferner ein Beet von Nicotiana Tabacum im Frühjahr 1908 angelegt, und es wurden am 8. August von 10 Pflanzen die Blätter gesammelt und getrocknet, von 10 anderen Pflanzen die unterirdischen Teile, also jedesmal der unterirdische Teil der Hauptachse mit daran sitzenden Wurzeln.

β) Nicotiana Tabacum auf Nicotiana affinis.

Die Pfropfungen wurden ausgeführt, wie es für Pfropfungen von Datura Stramonium auf Solanum angegeben worden ist.

Nr. 4. Als am 8. August das sehr kräftige Tabakreis blühte und seine unteren Blätter schon etwas gelblich geworden waren, wurde die Pflanze gesammelt, die 7 cm lange Pfropfstelle herausgeschnitten und nicht aufbewahrt, die übrige Pflanze in folgender Weise zerlegt und jeder Teil getrocknet:

a) Nicot. Tabacum: Blätter,
b) „ „ oberirdische Achse, soweit sie Laubblätter trägt,
c) „ „ Blütenstand,
d) „ affinis: unterirdisches Achsenstück,
e) „ „ Wurzeln.

Nr. 5. Von dem Reis, welchem schon am 8. August der Blütenstand genommen worden war, wurden am 17. August die Spreiten rechts und links von den Mittelnerven abgeschnitten, so daß nur Blattstiele und

Mittelnerven an der Pflanze blieben. Nach 8 Tagen wurde die Pflanze, deren Blattstiele noch festsaßen, geerntet. Es wurde, wie immer, die ganze Pfropfstelle verworfen. Es wurden gesammelt:

a) N. Tabacum: Blattspreiten, ohne Hauptnerven,
b) „ „ Blattstiele und Hauptnerven,
c) „ „ Achse,
d) „ affinis: unterirdisches Stück der Hauptachse,
e) „ „ Wurzeln.

Nr. 6. Eine Pflanze, von der am 8. August der Blütenstand entfernt worden war, wurde am 9. September durch Überdecken mit einer Kiste verdunkelt. Das Tabakreis hatte 6 abgestorbene, 1 gelbes, 2 grünliche Blätter. Verworfen wurde die Pfropfstelle. Gesammelt wurde:

a) oberirdische Achse von N. Tabacum von 64 g Frischgewicht,
b) Achse von N. affinis von 4,5 g Frischgewicht.

Nr. 6a. Eine Pflanze, die am 8. August vom Blütenstande befreit worden war, wurde vom 8. bis 17. August verdunkelt. Bei der Ernte waren die oberen Blätter noch grün. Gesammelt wurde:

c) oberirdische Achse von N. Tabacum 12,5 g lufttrocken,
d) Achse von N. affinis 2,5 g „

Von Nr. 6 und Nr. 6a wurden für die makrochemische Untersuchung die Achsen *a* und *c* und die Achsen *b* und *d* gemischt und zusammen untersucht:

a+*c* wogen trocken 20,5 g; *b*+*d* wogen trocken 2,8 g.

Nr. 7. Von 7 Pfropfungen von Nicotiana Tabacum auf Nicotiana affinis wurden am 8. August die Blütenstände entfernt. Am 22. September wurden die Pfropfungen geerntet. Die untersten Blätter der Reiser waren teilweise schon abgestorben, die oberen schon etwas gelb. Wie immer, wurden die Pfropfstellen völlig herausgeschnitten und verworfen. Von allen sieben Pflanzungen wurden gesondert gesammelt die Achsen von N. Tabacum, die Blätter von N. Tabacum, die Achsen von N. affinis und die Wurzeln von N. affinis. Alles wurde getrocknet. Es waren also zur Untersuchung vorhanden:

a) Blätter von 7 Pflanzen von N. Tabacum: Frischgew. 488 g; getrocknet 64,5 g
b) Achsen „ 7 „ „ „ „ „ 382 g; „ 88,7 g
c) Achsen „ 7 „ „ N. affinis: „ 75,5 g; „ 12,7 g
d) Wurzeln „ 7 „ „ „ „ „ 353 g; „ 64 g.

c) Versuche über Pfropfungen von $\frac{\text{Nicotiana Tabacum}}{\text{Solanum tuberosum}}$ 1908.

α) Normale Pflanzen der Kartoffel.

Nr. 8. Kartoffelschalen von gewöhnlichen Kartoffelpflanzen.

1 kg vorjähriger Kartoffeln, die als Unterlage für die Pfropfungen gedient hatten (Magnum bonum) wurden 1909 geschält, und die 100 g frischer Schalen wurden in Spiritus aufbewahrt.

Nr. 8a. Unterirdische Stücke der blattragenden Sprosse (Achsen) der gewöhnlichen Kartoffel mit Wurzel. Es wurden im August 1909 von einigen 1909 gezogenen Kartoffelpflanzen die blattragenden Sprosse mit den Wurzeln geerntet und die im Boden befindlichen, farblosen Stücke mit den Wurzeln abgeschnitten und getrocknet. Diese Stücke entsprechen den „Achsen" der Unterlagen bei den Pfropfungen:

Frischgewicht 58 g; Trockengewicht 21,5 g.

β) Nicotiana Tabacum auf Solanum tuberosum.

Die Pfropfungen wurden im Frühjahr 1908 ebenso ausgeführt wie die von Datura Stramonium auf Solanum tuberosum. Die Tabakreiser waren fast so groß und kräftig geworden wie die im freien Lande erwachsenen Pflanzen von N. Tabacum.

Nr. 9. Eine Pfropfung von N. Tabacum auf Solanum tuberosum wurde am 7. August, also vor voller Entwicklung der Kartoffeln und zur Blütezeit des Tabakreises, geerntet. Die Pfropfstellen wurden wie stets verworfen. Es wurden gesondert geerntet und getrocknet:

a) N. Tabacum: große Blätter,
b) N. Tabacum: Achse,
c) S. tuberosum: Achse,
d) S. tuberosum: Kartoffeln in Scheiben geschnitten,
e) S. tuberosum: Nebenwurzeln.

Nr. 10. Zwei Zweige einer Kartoffel waren mit Tabak gepfropft worden. Sie blühten am 7. August, wurden um diese Zeit vom Blütenstande befreit und am 21. September geerntet.

Es wurden folgende Teile der Propfung geerntet und sofort in Spiritus gelegt:

a) Solanum tuberosum: die unteren Teile der Kartoffelachse und die dünnen Ausläufer, deren Spitze zu Kartoffeln angeschwollen waren; Frischgewicht 17 g.

Es ist besonders hervorzuheben, daß die oberen, unter der verworfenen Pfropfstelle sitzenden Teile nicht mit aufbewahrt wurden, weil sie zur mikroskopischen Untersuchung benutzt worden waren.

b) Solanum tuberosum: Nebenwurzeln der Kartoffelachse; Frischgewicht 8 g.

c) Solanum tuberosum: die Kartoffeln. Sie wurden geschält, und die Schalen und das Innere der Kartoffeln wurde besonders aufbewahrt.

α) Kartoffelschalen; Frischgewicht 42 g.

β) Inneres der Kartoffel; Frischgewicht 750 g.

Nr. 11. Am 8. Aug. wurden von einer Pflanze die Blütenstände nd die Spreitenhälften neben dem Mittelnerven entfernt, so daß die lattstiele mit den daran sitzenden Mittelnerven an der Pflanze blieben. ls die Pflanze am 17. August geerntet wurde, saßen die Stiele noch fest. fropfstelle wie immer verworfen. Es wurden einzeln getrocknet:

a) N. Tabacum: Achse mit den daran sitzenden Blattstielen und Mittelnerven,

b) Sol. tuberosum: Achse,

c) „ „ Wurzel,

d) „ „ Kartoffelknollen.

d) Versuche über Pfropfung $\frac{\text{Nicotiana Tabacum}}{\text{Solanum tuberosum}}$ 1909.

α) Normale Pflanzen von N. Tabacum Ekbolsheim.

Nr. 12. N. Tabacum von Ekbolsheim i. Els.

Im Frühjahr 1909 war Samen einer neuen Elsässer Tabaksorte ıgeschafft worden. Einige Pflanzen wurden in Töpfen gezogen, und dann urden, als sie ungefähr 30 cm hoch waren, die Blätter derselben gentet. Es wurden von den trockenen Blättern die Hauptnerven von den iden ansitzenden Spreitenhälften getrennt und gesondert untersucht. ach dem Trocknen bei 100° waren vorhanden:

18 g Spreite,
8,35 g Hauptnerv.

β) N. Tabacum Ekbolsheim auf Solanum tuberosum.

Nr. 13. Im Frühjahr 1909 wurden acht Pfropfungen von N. bacum aus Ekbolsheim auf Sol. tuberosum hergestellt. Die sehr unnstige Witterung des Jahres war die Veranlassung, daß die Pfropfungen hr schlecht anwuchsen, so daß am 27. Aug. 1909, als die Reiser zu ühen begannen, die Pflanzen nur 27—68 cm hoch, die Achsen der iser höchstens 1 cm dick waren, während zu gleicher Zeit in das ie Land gekommene Normalpflanzen von N. Tabacum aus Ekbolsheim m 65 cm hoch waren, als sie am 26. Aug. 1909 blühten. Es wurden ch nur 100 g Kartoffeln von den acht Pflanzen geerntet.

Es wurden von allen acht Pflanzen gesammelt und gemischt:

a) Von 8 Pflanzen N. Tabacum: Achsen ohne Blätter: Frischgewicht 192 g; Trockengewicht 18,1 g.

b) Von 8 Pflanzen Pfropfstellen[1]) (hier das erste Mal mit untersucht), 3,5 cm lang; Frischgewicht 25 g; Trockengewicht 2,7 g.

c) Von 8 Pflanzen Solanum tuberosum: Achsen ohne Wurzeln und Ausläufer: Frischgewicht 58 g; Trockengewicht 6,4 g.

B. Die quantitative und qualitative chemische Untersuchung des Materials.

a) Pfropfungen $\frac{\text{Datura Stramonium}}{\text{Solanum tuberosum}}$.

Nr. 1. Pfropfung $\frac{\text{Datura Stramonium}}{\text{Solanum tuberosum}}$.

Nr. 1b. Kartoffelknollen.

Die Untersuchung auf Alkaloide wurde genau so vorgenommen, wie es pag. 351 beschrieben worden ist. Es blieb eine äußerst kleine Menge von Rückstand, welcher sicher seinen Eigenschaften nach nicht nur aus salzsaurem Atropin bestand. Eine Spur des Niederschlags in Wasser gelöst gab mit Kaliumwismutjodid eine schwache Reaktion. Die Vitali'sche Reaktion gelang nicht.

Herr Dr. Gürber, Professor der Pharmakologie an unserer Universität, hatte die Freundlichkeit, die physiologische Prüfung dieses Rückstandes vorzunehmen und sagt darüber folgendes:

Die Substanz steht nur in minimalster Menge zur Verfügung; sie ist in Wasser nicht ganz löslich. Das wässerige Extrakt, in den Konjunktivalsack eines Katzenauges gebracht, ist ohne mydriatische Wirkung, dagegen ruft der mittelst einer Spur Schwefelsäure in Lösung gebrachte unlösliche Rückstand vom Wasserextrakt nach 25 Minuten maximale Pupillenerweiterung hervor. Die Mydriasis ist nach 18 Stunden wieder verschwunden.

Nr. 1c. Achse der Kartoffel mit dünnen Ausläuferbasen. Das kleine, im frischen Zustand 13 g, im trockenen also ungefähr 1.5 g wiegende Achsenstückchen, welches so weit unter der Pfropfstelle abgeschnitten worden war, daß sicher kein Gewebe des Reises mit in das untersuchte Stückchen hineingelangte, wurde nach der auf pag. 351 beschriebenen Methode behandelt. Das Produkt gab mit

Kaliumwismutjodid	starke Fällung, mit
Goldchlorid	deutliche Reaktion.

1) Es wurde auch hier sorgfältig darauf geachtet, daß die Pfropfstellen völlig ausgeschnitten waren, so daß nichts von dem Gewebe des Reises in der Achsenunterlage von Sol. tuberosum geblieben ist.

Die Vitali'sche Reaktion wurde mit ungefähr $^1/_5$ des erhaltenen lkaloids angestellt; sie trat nicht in einwandfreier Deutlichkeit ein. ber die physiologische Wirkung berichtet Herr Professor Gürber das lgende:

Substanz 0,0019 g einer farblosen, sirupösen, viele Kriställchen thaltenden Masse, leicht in Wasser löslich. 2 Tropfen der Lösung n 1:1000 bewirkte bei der Katze innerhalb weniger Minuten maximale ydriasis, die aber schon nach 14 Stunden wieder verschwand. Das it Muskarin gelähmte Froschherz wurde durch 3 Tropfen der Lösung ieder prompt zum Schlagen gebracht.

Aus diesen Untersuchungsresultaten kann man nun folgende Schlüsse ehen:

Die Frage, ob bei Pfropfungen $\frac{\text{Datura Stramonium}}{\text{Solanum tuberosum}}$ Alkaloid in e Unterlage einwandern könne, muß als positiv entschieden betrachtet erden, da die allgemeinen Alkaloidreagentien bei der qualitativen rüfung im Versuch 1 c entschieden stärkere Alkaloidreaktionen gaben s sie reine Kartoffelachsen hätten geben können. Außerdem spricht e starke Mydriasis für das Vorhandensein eines kräftig mydriatisch irkenden Alkaloids. Das undeutliche Eintreten der Vitali'schen Reaktion, e der eine von uns mit dem Auszug aus $^1/_2$ kg Kartoffeln, denen mg Hyoscyamin hinzugefügt worden war, sehr leicht erhalten konnte. ben der mydriatischen Reaktion legt die Vermutung nahe, daß es ch bei den von uns isolierten und untersuchten Basen nicht um eines r in dem Stechapfel in großer Menge vorhandenen Alkaloide handelt. s könnte danach entweder ein bisher unbekanntes Alkaloid, welches r in kleiner Menge in der Stechapfelpflanze enthalten sein könnte, ein- wandert sein oder es müßten die eingewanderten Datura-Alkaloide in r Kartoffel in gewisser Beziehung eine Umwandlung erfahren haben. ne endgültige Entscheidung in dieser Frage wird erst dann möglich in, wenn es gelungen sein wird, aus in größerem Umfange herge- llten Pfropfungen das fragliche Alkaloid in solcher Menge zu iso- ren, daß eine genaue makrochemische Untersuchung desselben aus- führt werden kann.

Daß das Alkaloid bei der Einwanderung aus dem Stechapfel die Kartoffel nicht weit vordringt, dafür scheinen die Tatsachen des chlichen Vorkommens des Alkaloides in dem Achsenstück unter der ropfstelle und der äußerst geringe Gehalt der Kartoffelknollen an Alkaloid sprechen. Wir hatten ja früher keine chemisch und physiologisch chweisbaren Mengen eines mydriatisch wirkenden Stoffes aus den

Kartoffelknollen der Pfropfung $\frac{\text{Datura Stramonium}}{\text{Solanum tuberosum}}$ erhalten können, jetzt ist eine geringe mydriatische Wirkung des Produktes zu konstatieren gewesen, allerdings unter eigenartigen Umständen; denn die bekannten Alkaloidsalze der Datura hätten auch ohne Zusatz von Schwefelsäure sich in Wasser lösen und direkt die mydriatische Wirkung ausüben sollen. So muß man annehmen, und das würde auch die Strasburger-Klinger'sche Beobachtung erklären, daß äußerst kleine Mengen des fraglichen Alkaloids manchmal bis zu den Kartoffelknollen vordringen können, manchmal jedoch nicht bis dorthin gelangten.

b) Die makrochemische Untersuchung der Pfropfungen $\frac{\text{Nicotiana Tabacum}}{\text{Nicotiana affinis}}$ und $\frac{\text{Nicotiana Tabacum}}{\text{Solanum tuberosum}}$.

α) Die Untersuchungsmethoden.

Zuerst mögen die Methoden geschildert werden, welche bei der quantitativen makrochemischen Untersuchung des Materials Verwendung fanden.

I. a) Das an der Luft, bei gewöhnlicher Temperatur, getrocknete Untersuchungsmaterial wurde zunächst fein pulverisiert und alsdann noch $^1/_2$ Stunde lang im Wassertrockenschranke getrocknet. Das so vorbereitete Pulver wurde hierauf nach Kißling mit der Hälfte seines Gewichtes alkoholischer Kalilauge von 6 % befeuchtet, mit dem Pistill gleichmäßig durchgearbeitet und 12 Stunden lang gut bedeckt aufbewahrt. Alsdann wurde das Gemisch in einer Papierhülse im Soxhlet'schen Apparat mit Äther vollständig erschöpft.

b) Der Äther wurde hierauf zur Entfernung von Ammoniak usw. abdestilliert, der Rückstand mit 50 ccm Natronlauge (1 : 250) vermischt und das Gemisch im Wasserdampfstrom destilliert. Aufgefangen wurden je 350 ccm Destillat, welches mit $^1/_{100}$ Normalsalzsäure, bezw. $^1/_{100}$ Normalkalilauge, als Restbestimmung (Jodeosin und Äther als Indikator), titriert wurde.

II. Der nach Ia erhaltene Ätherauszug wurde zur Entfernung von Ammoniak usw. bis auf mindestens $^1/_3$ seines Volums abdestilliert, der Rückstand in einen Scheidetrichter gebracht und das Destillationskölbchen dreimal mit je 5 ccm Äther nachgespült. Diese Ätherlösung wurde dann einmal mit 10 ccm und dreimal mit je 5 ccm Salzsäure von 2 % ausgeschüttelt, die vereinigten Auszüge hierauf mit Sodalösung alkalisiert und viermal mit je 5 ccm Chloroform ausgeschüttelt. Die

vereinigten Chloroformauszüge sind dann, unter Zusatz von Äther, mit 25 ccm $^1/_{100}$ Normalsalzsäure und dann noch viermal mit je 10 ccm Wasser ausgeschüttelt worden. Nach dem Filtrieren durch ein angefeuchtetes Filter wurden letztere Auszüge schließlich mit $^1/_{100}$ Normalkalilauge (Jodeosin und Äther als Indikator) zurücktitriert.

III. Die zerkleinerten Materialien wurden mit Alkohol 4—5 Tage lang bei 25—30° extrahiert, die Rückstände abgepreßt und von neuem mit Alkohol in der gleichen Weise behandelt. Die vereinigten Auszüge wurden hierauf bei sehr mäßiger Wärme eingedampft, der Rückstand mit Sodalösung alkalisch gemacht und viermal mit dem mehrfachen Volumen Äther ausgeschüttelt. Die vereinigten, klaren Ätherauszüge wurden alsdann zunächst von der größeren Hälfte des Äthers und der Hauptmenge des Ammoniaks durch Destillation befreit und hierauf der Rest des Äthers, nach Zusatz von schwach salzsäurehaltigem Wasser, bei mäßiger Wärme entfernt. Die restierende schwach sauere Flüssigkeit ist dann mit Sodalösung alkalisch gemacht und hierauf im Wasserdampfstrom destilliert worden. Es wurden 400 ccm Destillat aufgefangen.

Letzteres Destillat ist dann mit Salzsäure schwach angesäuert und bei sehr mäßiger Wärme bis auf ein sehr kleines Volumen verdunstet worden. Der Verdunstungsrückstand wurde mit Sodalösung alkalisiert und im Scheidetrichter viermal mit je 10 ccm Chloroform ausgeschüttelt. Die vereinigten Chloroformauszüge wurden dann mit dem gleichen Volumen Äther vermischt und zur vollständigen Entfernung des Ammoniaks usw. bis auf die kleinere Hälfte abdestilliert. Der Rückstand wurde hierauf in einen Scheidetrichter gebracht, das Destillationskölbchen wiederholt mit Äther nachgespült, das Gemisch mit 10 bzw. 20 ccm $^1/_{100}$ Normalsalzsäure und dann noch viermal mit je 10 ccm Wasser ausgeschüttelt.

Nach dem Filtrieren durch ein angefeuchtetes Filter wurden letztere Auszüge schließlich mit $^1/_{100}$ Normalkalilauge (Jodeosin und Äther als Indikator) zurücktitriert.

NB. Eine direkte Destillation der Alkoholextrakte mit Wasserdämpfen war, nach Zusatz von Alkali, wegen des starken Schäumens unausführbar.

IV. Die nach Methode II gewonnene, titrierte Alkaloidlösung wurde vom Äther befreit, mit Sodalösung alkalisch gemacht und dann mit Wasserdämpfen 750 ccm Flüssigkeit davon abdestilliert. Das Destillat wurde schwach sauer gemacht, bei sehr mäßiger Wärme bis auf ein sehr kleines Volumen eingedampft, und aus dem Rückstand noch-

mals wie in II das Alkaloid isoliert und von neuem titriert (Jodeosin und Äther als Indikator).

Es wurden also vier Methoden benutzt, die wir kurz folgendermaßen charakterisieren können:

Methode I: Ätherauszug der Trockensubstanz und Destillation.
„ II: Ätherauszug mit Äther und Chloroform gereinigt usw., nicht destilliert.
„ III: Alkoholauszug mit Äther ausgeschüttelt, destilliert; Destillat mit Chloroform ausgeschüttelt usw.
„ IV: Nach II gewonnene, bereits titrierte Alkaloidlösung alkalisch gemacht, destilliert, wiederum nach II ausgeschüttelt und dann nochmals titriert.

Bei der Berechnung der Resultate der Titration wurden 1 ccm der $^1/_{100}$ Normalsalzsäure 0,00162 g Nikotin gleich gesetzt; 0,01 g Nikotin in den mitgeteilten Resultaten entspricht also 6,17 ccm der $^1/_{100}$ Normalsalzsäure.

Das Nikotin bildet die Hauptmasse der Alkaloide des Tabaks. Nach Pictet und Retschy kommen auf 1000 g Nikotin 20 g Nikotein, 5 g Nikotimin und 1 g Nikotellin (fest, kristallisierbar). Die Molekulargewichte dieser Alkaloide sind dem des Nikotins sehr ähnlich, so daß sich deren Titrationswerte folgendermaßen stellen:

1 ccm $^1/_{100}$ Normalsalzsäure: 0,00162 Nikotimin,
1 ccm $^1/_{100}$ „ 0,00160 Nikotein,
1 ccm $^1/_{100}$ „ 0,00156 Nikotellin.

Es ist, bei der überwiegenden Menge des Nikotins, wohl wahrscheinlich, daß dieses die Hauptmenge des durch die Pfropfstelle wandernden Alkaloides ausmacht, doch könnte auch eins der anderen Alkaloide bei der Wanderung bevorzugt werden.

Der Grund dafür, daß nicht überall die gleiche Methode benutzt wurde, liegt darin, daß die verschiedenen Materialien sich nicht nach ein und derselben Methode exakt bearbeiten ließen. So konnten z. B., wie bereits erwähnt, die von den verschiedenen Spirituspräparaten erhaltenen alkoholischen Extrakte weder direkt mit Wasserdämpfen destilliert, noch mit Chloroformäther, bzw. mit verdünnter Salzsäure ausgeschüttelt werden. In dem ersten Falle trat sehr starkes Schäumen, in den beiden letzten Fällen Emulgierung ein. Diese Emulgierung wurde auch in einigen Fällen bei der Untersuchung der Achsen und Wurzeln von Nicotiana affinis nach der Ausschüttelungsmethode beobachtet, so daß hier zur Erreichung exakter Resultate noch eine weitere Reinigung der Alkaloidauszüge durch Destillation mit Wasserdämpfen erforderlich war. Wir haben überhaupt die Beobachtung gemacht, daß bisweilen

scheinbar gleichartige Untersuchungsobjekte sich bei der Bestimmung der darin enthaltenen Alkaloide wesentlich verschieden verhielten, so daß die generell angewandten Untersuchungsmethoden von Fall zu Fall gewisse Modifikationen erfahren mußten.

Da oft sehr kleine Mengen von Material verarbeitet und noch viel kleinere Mengen von Alkaloid bestimmt werden mußten, war von vornherein die größte Vorsicht und Genauigkeit für die Erreichung exakter Resultate geboten. Es gilt dieses nicht nur für die zur Isolierung der in Betracht kommenden Alkaloide angewandten Methoden, sondern auch für die bei der Titration benutzten Indikatoren.

Vorversuche, welche mit reinem Nikotintartrat angestellt wurden, lehrten, daß Rosolsäure, Hämatoxylin und andere Indikatoren bei der Bestimmung der bei unseren Versuchen in Frage kommenden, sehr kleinen Alkaloidmengen unbrauchbar sind. Bei der Titration mit $^1/_{100}$ Normalkalilauge und $^1/_{100}$ Normalsalzsäure, welche sich bei unseren Versuchen unbedingt notwendig erwies, wurden nur unter Benutzung von Jodeosin und Äther als Indikator exakte und eindeutige Resultate erreicht. Selbstverständlich wurde hierbei stets unter Anwendung von allen den Vorsichtsmaßregeln gearbeitet, welche für die Benutzung dieses ungemein empfindlichen Indikators erforderlich sind. Das Eindampfen der Destillate erfolgte, um eine Zersetzung der geringen Nikotinmengen zu verhüten, stets bei sehr niedriger Temperatur und unter Anwendung eines sehr geringen Überschusses an Salzsäure. Zur Titration wurde stets erst dann geschritten, wenn absolut farblose, blanke Lösungen in $^1/_{100}$ Normalsalzsäure vorlagen.

Der Umstand, daß bei der Untersuchung der normalen Kartoffelknollen usw., nach vorheriger sorgfältiger Entfernung des Ammoniaks und der leicht flüchtigen Aminbasen, ein wässeriges Destillat erhalten wurde, in welchem qualitativ und quantitativ die Gegenwart eines Alkaloids nachgewiesen werden konnte, machte es wünschenswert, reines Solanin und Solanidin nach dieser Richtung einer Prüfung zu unterziehen.

Als Solanin gelangte hierzu eine Base zur Verwendung, welche als Solaninum purissimum crystallisatum (frei von Solanidin und amorphen Basen) von E. Merck in Darmstadt bezogen war. Dasselbe bildete ein rein weißes Kristallpulver, welches sich klar und farblos in verdünnten Säuren löste. Schmelzpunkt 247 °. Als Solanidin benutzten wir ein ebenfalls von E. Merck als Solanidinum purum crystallisatum bezogenes Präparat. Auch dieses bildete ein weißes Kristallpulver,

welches als Solanidin durch die Schwerlöslichkeit seines Hydrochlorids in Wasser identifiziert wurde. Schmelzpunkt 204—205°.

Zunächst wurde das Verhalten der beiden Basen gegen die allgemeinen Alkaloidreagentien unterucht.

Solanin.

a) Lösung 1 : 100, mit Hilfe von etwas Salzsäure bereitet.
Wismutjodidjodkalium: braunrote Fällung.
Quecksilberjodidjodkalium: weiße Fällung.
Phosphorwolframsäure: weiße Fällung.
Phosphormolybdänsäure: gelbliche Fällung.
Goldchlorid: keine Veränderung.

b) Lösung 1 : 1000; obige Lösung mit Wasser und wenig Salzsäure verdünnt.
Wismutjodidjodkalium: sehr schwache Fällung.
Quecksilberjodidjodkalium: sehr schwache Trübung.
Phosphorwolframsäure: sehr schwache Fällung.
Phosphormolybdänsäure: sehr schwache Fällung.
Goldchlorid: keine Veränderung.

Bei diesen Reaktionen wurde je ein Tropfen der Alkaloidlösung angewendet und zu demselben dann ein Tropfen des Reagens zufließen gelassen. Goldchlorid reagierte auch bei Anwendung von 1 ccm der Alkaloidlösung nicht.

Solanidin.

Lösung 1 : 1000. Das Solanidin wurde in sehr wenig Eisessig, worin es sehr leicht löslich ist, gelöst und diese Lösung wurde dann verdünnt.
Wismutjodidjodkalium: braunrote Fällung.
Quecksilberjodidjodkalium, Phosphorwolframsäure, Phosphormolybdänsäure, Goldchlorid } sofort flockige Ausscheidung, wesentlich weniger stark als mit Wismutjodidjodkalium.
Salzsäure: allmähliche Abscheidung des Hydrochlorids.

Ausschüttelungsversuche: Je 0,1 g Solanin und Solanidin wurden in sehr wenig Eisessig gelöst und die Lösung sofort zu etwa 20 ccm mit Wasser verdünnt. Diese Flüssigkeiten wurden hierauf mit Natriumkarbonat alkalisch gemacht und alsdann mit Äther und mit Chloroformäther ausgeschüttelt. Die filtrierten Äther- bzw. Chloroformätherauszüge sind hierauf mit wenig Wasser, welches mit einem Tropfen Salzsäure versetzt war, geschüttelt und dann die sauren Flüssigkeiten mit Wismutjodidjodkalium und mit Goldchloridlösung, wie oben angegeben wurde, geprüft worden. Es wurden hierbei sowohl bei dem Solanin als auch bei dem Solanidin deutliche Reaktionen erhalten, und zwar bei dem Solanidin stärker als bei dem Solanin. Ein wesentlicher Unterschied war hierbei zwischen dem Auszug mit Äther und dem mit Chloroformäther kaum zu bemerken. Um das Verhalten des Solanins

und des Solanidins gegen Äther noch direkt zu prüfen, wurde je 0,1 g des trocknen Alkaloids mit 10 ccm Äther geschüttelt, Solanidin löste sich hierbei ziemlich leicht auf, während von dem Solanin nur eine sehr geringe Menge in Lösung ging. Letztere war jedoch ausreichend, um nach dem Verdunsten des Äthers und Auflösen des geringen Rückstandes in wenigen Tropfen salzsäurehaltigen Wassers mit Wismutjodidjodkalium und auch mit Goldchloridlösung deutliche Reaktion zu liefern.

Destillationsversuche: Je 0,1 g Solanin und Solanidin wurden in sehr wenig Eisessig gelöst, diese Lösung mit 100 ccm Wasser sofort verdünnt, hierauf mit Sodalösung alkalisiert und mit Wasserdampf der Destillation unterworfen. Es wurden je 400 ccm Destillat gesammelt. Bei der Destillation des Solanins war große Vorsicht erforderlich, da diese Lösung sehr stark schäumte. Die erhaltenen Destillate wurden hierauf mit Salzsäure sehr schwach angesäuert und bei mäßiger Wärme bis auf etwa 1 ccm eingedampft. Dieser Rückstand wurde schließlich, wie oben angegeben, mit Wismutjodidjodkaliumlösung und mit Goldchloridlösung geprüft. Solanidin gab hierbei mit beiden Reagentien deutliche Reaktionen; Solanin lieferte nur mit Wismutjodidjodkalium eine schwache Trübung.

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß sowohl Solanin als auch Solanidin bei der Destillation mit Wasserdämpfen ein Destillat liefern, welches geringe Mengen von Alkaloid enthält.

Die kleinen Mengen von Alkaloid, welche bei der Untersuchung der normalen Kartoffel in dem Destillat gefunden wurden, dürften daher, wenigstens zum Teil, auf Solanin und Solanidin zurückzuführen sein.

β) Pfropfungen $\frac{\text{Nicotiana Tabacum}}{\text{Nicotiana affinis}}$.

a) Normale Pflanzen von N. affinis und N. Tabacum.

Nr. 2. N. affinis. Untersucht nach Methode I.

A. Blätter. Die Blätter jeder Pflanze wurden für sich untersucht.

Die bei 100° getrockneten Blätter

der	Pflanze	a)	enthielten	0,0213 %	Nikotin
„	„	b)	„	0,0634 %	„
„	„	c)	„	0,04653 %	„
„	„	d)	„	0,07868 %	„
„	„	e)	„	0,05217 %	„
„	„	f)	„	0,0660 %	„
„	„	g)	„	0,04151 %	„
„	„	h)	„	0,0583 %	„
„	„	i)	„	0,0627 %	„

Durchschn. = 0,0545 %.

B. Unterirdische Achsen und Wurzeln.

Zuerst wurden die unterirdischen Teile von vier Individuen gesondert untersucht. Die Prozentzahlen beziehen sich auf bei 100° getrocknetes Material. Untersucht nach Methode I.

Achse	+	Wurzel	der	Pflanze	a)	enthielt	0,043 %	Nikotin
„	+	„	„	„	b)	„	0,02878 %	„
„	+	„	„	„	c)	„	0,03526 %	„
„	+	„	„	„	d)	„	0,03124 %	„

Durchschnitt = 0,0346 %.

Ferner wurden nun von den unterirdischen Teilen von sechs Pflanzen die Wurzeln und Achsen getrennt und jede Portion für sich untersucht.

Die Wurzeln von sechs Pflanzen, die pulverisiert, gemischt und bei 100° getrocknet worden waren, enthielten 0,0319 % Nikotin.

Die Achsen von sechs Pflanzen, in gleicher Weise behandelt, enthielten 0,0249 % Nikotin.

Es ergab sich also folgendes: Der Nikotingehalt der Blätter der als Unterlage benutzten Pflanze betrug im Durchschnitt 0,054 % und variierte zwischen 0,021 und 0,078 %. Der Nikotingehalt der Wurzeln betrug im Durchschnitt 0,032 %, der der Achsen 0,025 %, der Durchschnitt von (Achsen und Wurzeln) hiernach also 0,028 %.

Der Nikotingehalt von (Achse + Wurzel), direkt bestimmt, betrug im Durchschnitt 0,0346 %. Aus allen Bestimmungen ergibt sich der Durchschnittsgehalt an Nikotin von (Achse + Wurzel) 0,0313 %. Der Gehalt an Nikotin schwankte bei der (Achse + Wurzel) zwischen 0,028 und 0,043 %.

Dieser Gehalt entspricht in der Tat auch den Angaben von Grafe und Linsbauer (pag. 368) nach Preissecker (Fachl. Mitt. d. k. k. österr. Tabakregie, Wien 1902, Heft 1). Danach enthalten die Blätter vom N. affinis 0,048, von geköpften Exemplaren 0,078 % Nikotin.

Nr. 3. Nicotiana Tabacum. Methode I.

Das aus den Blättern von 10 Pflanzen hergestellte, bei 100° getrocknete Pulver ergab bei der ersten Bestimmung 0,12636 % (Methode I), bei einer zweiten 0,1220 % (Methode II), also im Mittel 0,1242 % Nikotin.

Das bei 100° getrocknete Pulver der unterirdischen Achsenteile und Wurzeln von 10 Pflanzen enthielt 0,11718 % Nikotin (Methode II). Es zeigte sich also, daß der Nikotingehalt der als Pfropfreis benutzten Pflanzen ein ungewöhnlich geringer ist. Aber wir werden sehen, daß dieses Verhältnis gerade Schlüsse ermöglicht, die bei alkaloidreichen

Pflanzen nicht möglich gewesen wären. Grafe und Linsbauer (1906, pag. 370) benutzten N. Tabacum von ungefähr 4 % Nikotingehalt.

b) Nicotiana Tabacum auf Nicotiana affinis.

Nr. 4. Gewöhnliche Pfropfung (Methode I).

Die bei 100° getrockneten verschiedenen Teile der Pfropfung enthielten Nikotin:

a) N. Tabacum-Blätter	0,0379 %
b) N. Tabacum-Achse	0,0251 %
c) N. Tabacum-Blütenstand	0,0991 %
d) N. affinis-Achse	0,1321 %
e) N. affinis-Wurzel	0,0471 %.

Nr. 5. Pfropfung, bei der 8 Tage lang nur die Blattstiele und Mittelnerven an dem Reis geblieben. Methode I.

a) N. Tabacum-Spreite	0,0337 %
b) N. Tabacum-Stiel und Hauptnerv	0,1264 %
c) N. Tabacum-Achse	0,0335 %
d) N. affinis-Achsenstücke	0,5440 %
e) N. affinis-Wurzel	0,1781 %

Nr. 6 und 6a. Pfropfungen, die eine Zeit lang verdunkelt wurden, deren Blätter teilweise abgestoßen waren. Methode II.

a+*c* Nicotiana Tabacum-Achse	0,0248 %.
b+*d* N. affinis-Achse	0,133 %.

Nr. 7. Durchschnittsuntersuchung mit den je gemischten Teilen von sieben Pfropfungen.

a) N. Tabacum-Blätter,	Methode	II	0,0040 %
b) N. Tabacum-Achse	„	II	0,0723 %
c) N. affinis-Achse	„	II	0,0749 %
d) N. affinis-Wurzel	„	IV	0,0251 %.

Diese Untersuchungen beweisen nun einwandfrei zuerst, daß in der Tat, wie schon Grafe und Linsbauer in ihren nicht einwandfreien und deshalb nicht als Beweismaterial brauchbaren Untersuchungen fanden, das Alkaloid in größerer Menge in Nicotiana affinis-Pflanzen auftritt, welche als Unterlage für ein Reis von Nicotiana Tabacum dienen, als in Normalpflanzen von Nicotiana affinis.

Denn wir sahen, daß der Alkaloidgehalt der untersten Achsenstücke der von uns benutzten Nicotiana affinis, wie sie als Unterlage in Betracht kommen, 0,025 % betrug. Der Durchschnittsgehalt von Achse und Wurzel betrug 0,03, der Gehalt schwankte zwischen 0,028 bis 0,043 %. Wir können also annehmen, daß eine Achse unserer Unterlagen höchstens 0,05 % Nikotin enthalten haben kann. Der Nikotin-

gehalt der Blätter betrug ja auch im Durchschnitt nur 0,05 % und schwankte zwischen 0,02 und 0,08 %.

Bei Versuch Nr. 4 fanden wir aber in der Achse der Unterlage 0,13 %, bei Versuch Nr. 5 0,54 % und in der Wurzel 0,18 %, bei Versuch Nr. 6 und 6a 0,133 %. Vorzüglich beweist das Gesagte auch der Versuch Nr. 7, der mit reichlicherem Material unternommen wurde und den Durchschnitt von sieben Fällen darstellt. Während die Achsen der Normalpflanzen im Durchschnitt höchstens 0,05 % Nikotin enthalten, fanden wir in der als Unterlage dienenden Achse 0,075 %.

Ferner zeigen uns die Versuche Nr. 4 und 5 auch klar, daß sich in der von vornherein alkaloidarmen Unterlage mehr Alkaloid in einer größeren Konzentration ansammeln kann, als die ist, in der es in dem Reis vorkommt. Bei Nr. 4 finden wir in der Achse von N. Tabacum 0,025 %, in dem Achsenstücke der Unterlage 0,13 %, bei Nr. 5 0,03 % gegen 0,54 %, bei Nr. 6 0,025 gegen 0,13 %, bei Nr. 7 allerdings nur 0,072 gegen 0,075 %.

Interessant ist das Resultat des Versuchs Nr. 5.

Wir wissen durch die unter unserer Leitung angestellten Versuche von Feldhaus, daß Blattstiele, welche an der Pflanze stehen bleiben, Alkaloid verlieren. Es zeigt sich nun, daß gerade die Pfropfung, welche solche Blattstiele trug (Nr. 5) sehr viel Alkaloid in der Unterlage enthielt. Die Achse der normalen Pfropfung Nr. 4 enthielt 0,13 %, die der Nr. 5 0,54 % Nikotin.

Versuch Nr. 6 lehrt uns, daß die Verdunkelung auf die Ansammlung der Alkaloide in der Unterlage nicht besonders fördernd einwirkt.

Im Versuch Nr. 4 fanden wir für Pfropfungen, deren nicht verdunkeltes Reis bei der Ernte schon gelbliche Blätter hatte:

in der Achse	des Reises	0,025 %
„ „	„ der Unterlage	0,132 %.

Bei der verdunkelten Pflanze des Versuches Nr. 6:

in der Achse	des Reises	0,025 %
„ „	„ der Unterlage	0,133 %.

Versuch Nr. 7 zeigt, daß in der Unterlage das Alkaloid am reichlichsten in der nächsten Nähe der Pfropfstelle enthalten ist. In der Achse der Unterlage fanden sich 0,075, in der Wurzel nur 0,025 % Nikotin.

Bei Nr. 4 finden wir in den gleichen Organteilen 0,13 % und 0,05 %. Bei Nr. 5 0,544 % und 0,18 %.

Es findet sich also stets eine Beeinflussung der Unterlage durch das Reis in dem Sinne, daß in der Unterlage mehr Alkaloid erscheint

als es dem Normalgehalte entspricht. Diese Beeinflussung scheint am stärksten durch solche Reiser zu geschehen, denen die Spreitenteile der Blätter genommen, denen die Blattstiele gelassen wurden.

Zugleich machten wir die merkwürdige Erfahrung, daß die auf N. affinis gepfropften Nicotiana-Reiser weniger Alkaloid enthalten als gleiche normale Sprosse der Nicotiana-Pflanze.

Die Blätter und Achsen der normalen Pflanzen von N. Tabacum (Nr. 3) enthalten 0,124 % Nikotin, während in den Reisern von N. Tabacum meist viel weniger zu finden war. Nr. 4: Blätter 0,038, Achse 0,025; Nr. 5: Stiel und Mittelnerv 0,126 %, Spreite 0,034 % und später Nr. 9: 0,0162 %; Nr. 6: Achse 0,025 %. Leider wissen wir nichts über die Variation des Gehaltes der Individuen unseres N. Tabacum an Nikotin und können deshalb nicht mit Sicherheit auf eine Beeinflussung des Reises durch die Unterlage in dem Sinne, daß die als Reiser auf einer Unterlage von N. affinis benutzten Zweige von N. Tabacum weniger Nikotin enthalten als die Zweige der gleichen im Boden wurzelnden Pflanze, schließen.

Aus den Erfahrungen, die wir mit den Pfropfungen $\frac{\text{N. Tabacum}}{\text{N. affinis}}$ gemacht haben, können wir nicht ohne weiteres schließen, daß eine Einwanderung von Alkaloid aus dem Reis in die Unterlage stattgefunden habe, da ja auch das Reis auf die Unterlage einen Reiz ausgeübt haben könnte, welcher letztere zur erhöhten Alkaloidproduktion angeregt haben könnte. Immerhin macht es das Resultat des Versuches Nr. 5, welches zeigte, daß die Entfernung der Spreite der Blätter eine starke Erhöhung des Alkaloidgehaltes der Unterlage bewirkte, wahrscheinlich, daß es sich um Einwanderung von Alkaloid aus dem Reis in die Unterlage handelt. Sollte es sich bestätigen, daß die Verbindung des Reises von N. Tabacum mit der Unterlage von N. affinis die Alkaloidmenge des Reises herabmindert, so wäre auch hierdurch wahrscheinlich gemacht, daß die Unterlage gleichsam ansaugend auf das Alkaloid des Reises wirken kann.

γ) Pfropfungen von $\frac{\text{Nicotiana Tabacum}}{\text{Solanum tuberosum}}$, ausgeführt 1908.

a) Normale Kartoffelpflanzen.

Nr. 8. Normale Kartoffelschalen. Methode III.

100 g frische Kartoffelschalen (in Spiritus aufbewahrt) lieferten bei der Untersuchung auf Nikotin so viel Salzsäure neutralisierende Base, daß daraus auf 0,002511 g Nikotin geschlossen werden konnte. —

100 g frischer Schalen sind ungefähr 18 g bei 100° getrockneter Schale. Danach wäre der scheinbare Nikotingehalt auf 0,014 % zu schätzen.

Nr. 8a. Normale Kartoffelachse.

Unterirdische Stücke der Laubsprosse von normalen Kartoffelpflanzen mit Wurzel, den Achsenstücken der als Unterlage dienenden Kartoffelpflanzen in Größe und Ausbildung entsprechend. Frischgewicht 58 g; Trockengewicht 21,5 g. In Arbeit genommen 10 g. Alkaloid (als Nikotin berechnet) 0,0259 % (nach Methode II); 0,0178 % (Methode IV).

b) Nicotiana Tabacum auf Solanum tuberosum.

Nr. 9. Pfropfung $\frac{\text{Nicotiana Tabacum}}{\text{Solanum tuberosum}}$ zur Blütezeit geerntet. Sehr gut gewachsen. Methode II.

a) N. Tabacum-Blätter	0,0162 %	Nikotin	
b) N. Tabacum-Achse	0,0385 %	„	
c) S. tuberosum-Achse	0,0903 %	„	
d) S. tuberosum-Kartoffelknollen	0,0138 %	„	(Methode IV)
e) S. tuberosum-Nebenwurzel	0,0607 %	„	

Alle Prozentzahlen auf Trockensubstanz bezogen.

Nr. 10. Sehr gut gewachsene Pfropfung $\frac{\text{Nicotiana Tabacum}}{\text{Solanum tuberosum}}$ etwas nach der Blütezeit geerntet.

a) Solanum tuberosum: unterer Teil der Achse der Unterlage; ein oberes Stück war zu mikrochemischen Versuchen benutzt worden. Frischgewicht 17 g, Methode IV, 0,00080 g Nikotin. Prozente des Frischgewichts 0,0047 % (nach Versuch Nr. 8a würde das Trockengewicht 6,3, daher der Alkaloidgehalt, bezogen auf Trockengewicht, 0,013 % betragen.

b) Solanum tuberosum-Nebenwurzeln, Methode IV, Frischgewicht 8 g. Kein Nikotin nachweisbar (Menge des Materials zu gering!).

c) *α*) Solanum tuberosum-Knollenschalen, Methode IV, Frischgewicht 42 g; 0,00219 g Nikotin; Prozente des Frischgewichts 0,0052 %.

β) Solanum tuberosum-Knolleninneres, Methode IV, Frischgewicht 750 g; 0,003645 g Nikotin; Prozente des Frischgewichts 0,00048 %.

Nun zeigte es sich, daß die Kartoffelschale (eine andere Portion) 18 % Trockensubstanz lieferte, folglich enthielten die Knollenschalen an Nikotin in Prozenten des Trockengewichts 0,029 %.

δ) Propfungen $\frac{\text{Nicotiana Tabacum}}{\text{Solanum tuberosum}}$, ausgeführt 1909.

a) Normale Tabakpflanzen von Ekbolsheim.

Nr. 12. Normaler Tabak aus Ekbolsheim. Methode II.
Spreitenhälften der Laubblätter 0,438 % Nikotin;
Mittelnerven 0,16 % Nikotin.

Hier haben die Mittelnerven weniger Nikotin als die Spreitenhälften, während in dem Versuche Nr. 5 die Sache umgekehrt war. Man muß hierbei beachten, daß bei Nr. 5 die Mittelnerven und Spreiten gesondert getrocknet wurden, während bei Nr. 12 erst nach dem Trocknen der ganzen Blätter Mittelnerv und Spreite gesondert wurden. Die Frage ist also offen, wie sich die Differenz der beiden Fälle erklären läßt.

b) Nicotiana Tabacum auf Solanum tuberosum.

Nr. 13. Kümmerlich gewachsene Pfropfungen $\frac{\text{Nicotiana Tabacum}}{\text{Solanum tuberosum}}$ Ekbolsheim. Methode II und IV.

a) N. Tabacum-Achse ohne Blätter (in Arbeit genommen 10 g), nach Methode II 0, 04698 %, nach Methode IV 0,04455 %.
b) N. Tabacum-Pfropfstelle 0,141 % Alkaloid nach Methode II; nach Methode IV 0,141 %.
c) S. tuberosum-Achse 0,03163 % nach Methode II; nach Methode IV 0,005 %.

Die Erfahrung, daß bei der Destillation usw. von normalen Kartoffelschalen etwa 0,014 % (Versuch Nr. 8) und bei der der Achse ungefähr 0,018 % (Versuch Nr. 8a) flüchtige Basen erhalten werden, macht es wünschenswert, daß der Nachweis geliefert wird, daß das, was aus S. tuberosum-Unterlagen mehr als 0,018 % an Alkaloid gewonnen wurde, wirklich Nikotin ist. Es wurden deshalb folgende Untersuchungen angestellt:

1. Die Alkaloide, welche bei der Untersuchung der als Unterlage benutzten Kartoffel und der Schalen (Versuch Nr. 9 und 10) zur quantitativen Bestimmung gelangten, wurden aus den miteinander vereinigten Flüssigkeiten wieder isoliert. Die schwachsaure Lösung derselben ergab, bei mäßiger Verdünnung, mit Goldchloridlösung eine schwache, mit Wismutjodidjodkalium eine etwas stärkere Fällung. Mit dieser Substanz wurde eine physiologische Untersuchung durch Herrn Professor Gürber ausgeführt. Er versuchte die Peristaltik erregende Wirkung der Lösung auf die Serosa des Froschmagens und auf Mäuse- und Kaninchendarm, sowie die Aufhebung des Muskarinstillstandes des

Froschherzens, was alles auch reines Nikotin leistete, zur Charakterisierung des Nikotins zu verwenden, doch zeigte es sich, daß manche völlig nikotinfreien Pflanzenauszüge ganz ähnliche Wirkungen ausübten wie das Nikotin, so daß eine einwandfreie Beantwortung der Frage, ob das gewonnene Alkaloid Nikotin sei, auf diesem Wege nicht möglich war.

Das Alkaloid der Unterlage wirkte übrigens „nicht stark auf den Froschmagen, deutlicher auf den Mäusedarm und blieb auf das Froschherz ohne Wirkung".

Aus den Resultaten der Untersuchungen mit den Pfropfungen $\frac{\text{N. Tabacum}}{\text{S. tuberosum}}$ geht jedoch mit genügender Sicherheit hervor, daß ein Tabakalkaloid durch die Pfropfstelle hindurch zu wandern vermag, wenn die Pfropfung sehr gut gelungen, das Reis fast zur normalen Größe der normalen Pflanze herangewachsen ist. Versuch Nr. 9 zeigte in der Achse des Tabakreises 0,016 %, in der kurzen Achse der Unterlage 0,09 % Nikotin. Wenn man von diesem letzteren Prozentgehalt auch den in Versuch Nr. 8a für die normale Achse der Kartoffel gefundenen Prozentgehalt abzieht, so bleibt doch noch ein großes Plus von flüchtigem Alkaloid, und es wäre vorläufig, nach den Erfahrungen mit den Datura-Alkaloiden, nicht angebracht, anzunehmen, es sei nicht aus dem Reis eingewandert.

Aber der Versuch Nr. 13 zeigt auch klar, daß die Einwanderung von Nikotin nicht stattfindet, wenn die Pfropfung schlecht gelungen, die Reiser schlecht gewachsen sind. Es fand sich ja in der Achse der Unterlage nur 0,03 % nach Methode II und 0,005 % nach Methode IV, was bei Berücksichtigung der Resultate des Versuchs Nr. 8a = 0 zu setzen ist.

Daß sich die Alkaloide des Tabakreises an der Basis anhäufen, geht aus den Versuchen Nr. 9 und 13 hervor. Bei Nr. 9 finden wir in den Blättern 0,016 %, in der Achse 0,038 % Nikotin; bei Nr. 13 enthält der obere Teil der Achse 0,047 %, die Pfropfstelle aber 0,14 % Nikotin.

Dafür, daß sich das Alkaloid, welches aus dem Reise in die Unterlage einwandert, im oberen Teile der Unterlage ansammelt und mit der Entfernung von dort in immer geringerem Grade angehäuft wird, spricht der Versuch Nr. 9. Dort findet sich in der Achse der Kartoffelpflanze, welche als Unterlage diente, 0,09 %, in den Nebenwurzeln der Achse 0,06 %, in der Kartoffelknolle 0,014 % Alkaloid. Bei Berücksichtigung der Versuche Nr. 8 und Nr. 8a würde man schließen, daß in das kurze Achsenstück viel Nikotin, weniger in die Nebenwurzeln, fast nichts in die Knollen gelangt sei.

Bemerkenswert sind für uns noch folgende Resultate. Aus dem Versuch Nr. 10 geht zuerst hervor, daß in der Kartoffelschale, welche das Periderm enthält, an sich relativ viel mehr Alkaloid (Solanin und Solanidin) vorkommt, als in dem Kartoffelinnern, ja mehr als im unteren Teile der Achse der Unterlage.

Es enthielt:

die Knollenschale	0,005 % des Frischgewichts, 0,03 % des Trockengewichts;
das Kolleninnere	0,0005 % des Frischgewichts;
der untere Achsenteil	0,005 % des Frischgewichts, 0,013 % des Trockengewichts.

Ferner geht daraus hervor, daß in den unteren Achsenteil und die Knollenschale der Unterlage hier nur sehr wenig Alkaloid eingewandert ist. Die normale Knollenschale enthält 0,014 % (Methode III), die Knollenschale des Versuchs Nr. 10 0,03 % (Methode IV), der untere normale Achsenteil höchstens 0,018, hier aber 0,013 % Alkaloid.

Auffallend ist zuletzt in Versuch Nr. 13 wieder der relativ geringe Gehalt der Achse des Reises von N. Tabacum Ekbolsheim an Alkaloid. Dem Gehalt der Achse von 0,0470 % steht der Gehalt der Blätter (Versuch 12) der Normalpflanzen an 0,44 % Nikotin gegenüber. Also auch hier scheint es, als beeinflusse die Unterlage den Alkaloidgehalt des Reises ungünstig.

C. Mikrochemische Untersuchung des Materials.

Wir haben es mit der mikrochemischen Untersuchung dreier Pflanzen zu tun: Solanum tuberosum, Nicotiana Tabacum und Datura Stramonium.

Als Reagens zum Nachweis der Alkaloide benutzten wir Jodjodkalium oder Kaliumwismutjodid. Ersteres hat die Zusammensetzung: 1 g Jod + 1 g Jodkalium + 200 g Wasser, dazu etwas Jod im Überschuß. Das Kaliumwismutjodid wurde nach Kraut (Liebig's Annalen der Chemie, 1881 Bd. CCX, pag. 310) hergestellt; dem 1 + 20 verdünnten Reagens wurde etwas Jod hinzugefügt, damit es dauernd mit Jod gesättigt wäre.

Solanum tuberosum enthält hauptsächlich ein Glykoalkaloid, das Solanin, welches mit den beiden Reagentien, in konzentrierter Lösung auch mit Goldchlorid, einen Niederschlag bildet.

Ferner enthält es aber auch noch ein Alkaloid, das Solanidin. Morrissen und Grosjean (Bull. Acad. roy. belg. (3), 1890 Tome XIX, 1, pag. 245), fanden in den Sprossen der Kartoffel 1,5 % freies Solanidin.

Molle (1895, pag. 41) hat schon nachgewiesen, daß in bestimmten Zellen der Kartoffel nicht nur durch Jodjodkalium und Kaliumqueck-

silberchlorid, sondern auch durch Pikrinsäure und Goldchlorid ein Niederschlag entstehen kann, und es ist anzunehmen, daß diese Niederschläge teilweise vom Solanin, teilweise vom Solanidin herrühren. Wenn wir weiter bei der Kartoffel von „Alkaloid" reden, so meinen wir beide Stoffe.

Molle bildet in Fig. 12 braune Niederschläge in den lebenden Zellen des Periderms ab, die augenscheinlich mit einem Jodpräparate hervorgerufen worden sind. Nach seiner Fig. 11 würde er in jungen Wurzelanlagen Alkaloid gefunden haben, und von den uns interessierenden Organen sagt er bezüglich der alten oberirdischen Achsen (pag. 42) folgendes:

„Les parties âgées de la tige ne contiennent de solanine que dans les ébauches des organes en voie de formation." Und von den Knollen (pag. 43): Pendant leur développement, les tubercules se comportent d'abord comme des tiges étiolées, c'est-a-dire que très jeunes, ils renferment dans l'épiderme, de même que dans toutes les cellules de la moelle et de l'écorce, une grande quantité de solanine. Mais dans la suite, elles se localisent dans l'épiderme ou les cellules les plus internes du liège qui en provient, tant que celles-ci ne sont pas subérifiées, et de moins en moins dans quelques (4—5) cellules sous-jacentes. On en trouve encore assez abondamment dans les cellules arrondies des lenticelles. Au voisinage des yeux, la solanine se comporte comme aux points végétatifs, remplissant les ébauches foliaires et s'accumulant dans le parenchyme médullaire situé sous les cellules méristématiques. Toutes les cellules de ce méristème en repos renferment de la solanine".

Die Untersuchung von Basen oberirdischer Achsen, welche den Unterlagen unserer Pfropfungen glichen, zeigte, daß in diesen durch unsere Reagentien kein Niederschlag hervorgebracht wurde. Dagegen ließ sich in den lebenden Peridermzellen der Ausläufer, an denen die Kartoffeln entstanden, und der jüngeren und älteren Kartoffeln stets Alkaloid mit unseren Reagentien nachweisen.

Auf den nachgewiesenen Alkaloidgehalt der Kartoffelpflanze ist bei unseren mikrochemischen Untersuchungen stets Rücksicht genommen worden.

Datura Stramonium enthält in der älteren Achse, auf welche es uns hier allein ankommt, ziemlich reichlich Alkaloid. Feldhaus (Dissertation, Marburg 1903) fand unter unserer Leitung in der Achse folgenden Alkaloidgehalt:

Lebende Rinde . .	0,054 %
Lebendes Holz . .	0,038 %
Lebendes Mark . .	0,073 %.

Wie schon früher gesagt, besteht die Hauptmasse des „Alkaloids" aus Hyoscyamin; Atropin und Scopolamin, wohl auch etwas Apoatropin, sind daneben in kleinen Mengen vorhanden. Alle drei Alkaloide geben selbstverständlich mit den beiden Reagentien Niederschläge. Jodjodkalium liefert mit Hyoscyamin hellbraune Niederschläge, mit Atropin einen mehr violettbraunen Niederschlag. Diese Niederschläge entstehen auch in mit Zitronensäure oder Apfelsäure stark angesäuerten Flüssigkeiten. Wie wir sehen werden, bilden sich die Alkaloidniederschläge mittelst Jodjodkalium in vielen Zellen der Rinde und des Holzes, in denen das Alkaloid sehr konzentriert ist, sehr schön. Man legt die Schnitte am besten 5 Minuten in einen Tropfen der Jodjodkaliumlösung und wäscht sie dann in einem Uhrglase voll Wasser schnell ab, ehe man beobachtet. Für die Reaktion mit Kaliumwismutjodid ist das Auswaschen mit Wasser nicht zu empfehlen.

Während in einer Lösung von Hyoscyamin von 0,07 % durch Jodjodkalium ein reichlicher Niederschlag entsteht, gelingt es nicht in den Markzellen von Datura, welche doch nach Feldhaus mindestens eine Alkaloidlösung gleicher Konzentration enthalten, einen deutlichen Alkaloidniederschlag zu erhalten. Es ist anzunehmen, daß irgend ein Körper die Reaktion etwas stört, so daß der Niederschlag nur in den vorher erwähnten Zellen entsteht, deren Alkaloidlösung konzentrierter ist. Nicotiana Tabacum enthält wesentlich Nikotin. Als Begleitalkaloide kommen nach Pictet und Retschy[1]) (1901) sehr kleine Mengen von Nikotin, Nikotimin und Nikotellin vor. Nikotin ist in relativ großer Menge (meist 0,5—1 %) in der Pflanze vorhanden. Das Nikotin gibt mit Jodjodkalium einen meist tropfenförmigen, violetten bis braunen Niederschlag, der sich in mit organischen Säuren angesäuerten Lösungen ebenso bildet. Der in den Zellen durch Jodjodkalium entstandene Niederschlag widersteht der Auswaschung durch Wasser schlecht. Der durch Kaliumwismutjodid in den Zellen hervorgerufene Niederschlag verändert sich in Chloraljod kaum, in Chloralhydratlösung nur langsam, so daß man mit diesen Reagentien die Präparate nach Hervorrufung des Niederschlages aufhellen kann.

Untersuchung der Pfropfstelle von $\frac{\text{Datura Stramonium}}{\text{Solanum tuberosum}}$.

Im oberen Teile der Hauptachse des Reises fand sich das Alkaloid in einigen Hypodermis- und Epidermiszellen, es fehlte im Außenrindenparenchym und trat allgemein und reichlich in den Markstrahlzellen

1) Berichte d. chem. Ges. 1900, pag. 2353.

der Rinde und des Holzes auf. Wenig Alkaloid lag in einzelnen gestreckten Zellen der Rindenstränge, welche den Markstrahlen direkt anlagen. Frei von Alkaloid waren die Siebröhren.

In der angeschwollenen Überwallungs- und Verbindungsregion der Datura-Achse (bei *D*, Fig. 1) ist Periderm entstanden. Die Rinde, besonders die Außenrinde, ist relativ dick geworden. In der Phellodermschicht des Periderms lag reichlich Alkaloid. Es hatte den Anschein, als ob alle oben genannten Parenchymzellen des Holzes und der Rinde hier viel reichlicher Alkaloid enthielten als in den normalen Teilen der Achse. Dazu kam, daß auch in dem Parenchym der Außenrinde in den untersten Rindenpartien des Pfropfreises Alkaloid lag. Demgegenüber erschien es — wie gesagt — sonderbar, daß sich an keiner Stelle des Markes deutlich Alkaloid nachweisen ließ.

Fig. 1.

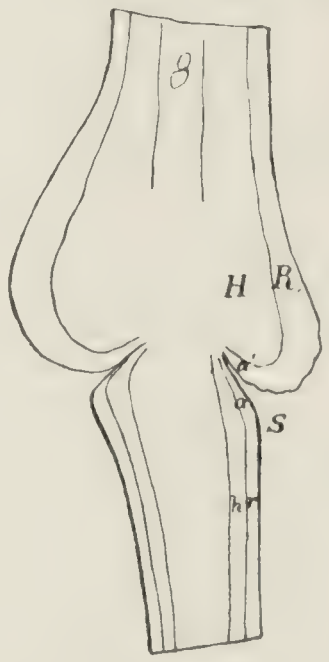


Fig. 2.

Die Unterlage, die Achse der Kartoffel, erwies sich mit unseren Reagentien im allgemeinen mikrochemisch alkaloidfrei. Nur an einer Stelle fand sich in der untersuchten Pflanze etwas Alkaloid.

Die Pfropfung hatte, da das Reis dünner war als die Unterlage, einseitig in den Spalt stattgefunden. Die Verwachsung war anscheinend im Holze überall eine vollkommene, während wir wohl zufällig an keiner der untersuchten Stellen eine Verbindung der beiden Rinden fanden, die danach relativ schmal sein mußte. Ein parallel zum Spalte der Unterlage lage geführter Längsschnitt lieferte die in Fig. 2 skizzierte Schnittfläche. Bei *S* würde die Spitze des Spaltes gelegen haben. Das Holz der Datura (*H*) ist hier mit dem Holze der Kartoffel (*h*) verbunden: die Rinden *R* und *r* stoßen aneinander, ohne hier miteinander verwachsen zu sein. Die Datura-Achse war mit einer regelmäßigen, die Kartoffelachse mit einer unregelmäßigen Peridermschicht bedeckt; ungefähr bei *a* und *a'* lagen die beiden Periderme aufeinander. Es zeigte sich nun, daß in der Nähe des Periderms der Datura nicht nur im Phelloderm.

sondern auch im Parenchym reichlich Alkaloid lag. Auch in einzelnen Phellodermzellen des Kartoffelperiderms lag ziemlich reichlich Alkaloid, und ich konnte in Längsschnitten noch 1 cm unter der Berührungsstelle der beiden Periderme in einzelnen Phellodermzellen der Kartoffelachse noch relativ reichlich Alkaloid nachweisen. Einen großen Wert kann man auf den gegenüber dem Alkaloidgehalt der normalen Kartoffel anscheinend etwas reichlichen Alkaloidgehalt der Peridermzellen bei der benutzten Kartoffel nicht legen, da die Differenzen nicht groß genug waren, um als sichere Grundlage für den Schluß zu dienen, daß Hyoscyamin zugewandert sei.

Untersuchung der Pfropfstelle $\frac{\text{Nicotiana Tabacum}}{\text{Datura Stramonium.}}$

Nicotiana Tabacum eignet sich für die mikrochemischen Versuche viel besser als Datura, weil das Alkaloid in den Zellen besser nachweisbar und in größerer Menge in den einzelnen Zellen vorhanden ist. Untersucht man die Hauptachse der Tabakpflanze 20 cm über der Pfropfstelle, so findet man folgendes: Das Alkaloid liegt sehr reichlich in der Außenrinde. Die Hypodermiszellen und sehr viele Parenchymzellen enthalten große Mengen von Alkaloid. Auch die sekundäre Rinde ist reich an Alkaloid. Am reichlichsten findet sich dasselbe in langgestreckten Parenchymzellen, welche in den Rindensträngen liegen. Weniger auffällig tritt der Alkaloidgehalt der von Stärke erfüllten Markstrahlzellen hervor. Siebröhren und Geleitzellen scheinen wieder völlig frei von Alkaloid zu sein. Das Mark enthält größere Mengen von Alkaloid nur in den dem Holze anliegenden Zellen, und die Markstrahlen des Holzes sind auch nur im inneren Teile reich an Alkaloid.

Bei einer Pfropfung untersuchten wir die Achse dicht über der Pfropfstelle. Der Gehalt der Zellen an Alkaloid war wohl im allgemeinen etwas reicher. Vorzüglich waren die Zellen des hier relativ dünnen Markes reicher an Alkaloid, und manche längsgestreckte Parenchymzellen des Holzes traten durch ihren starken Alkaloidgehalt hervor. Dafür erschienen die Markstrahlen relativ arm an Alkaloid. Wir möchten darauf aufmerksam machen, daß bei Hyoscyamus niger die Verhältnisse ganz gleich liegen, bis auf das Verhalten des Markes. Siim-Jensen (1901, pag. 82) hat unter der Leitung des einen von uns die Lagerung der Alkaloide in der sekundär verdickten Achse von Hyoscyamus niger untersucht und sagt darüber folgendes:

„In der Epidermis erhielt ich in einzelnen Zellen eine sehr schwache nur auf eine Spur von Alkaloid deutende Reaktion. In der

primären Rinde enthalten einige Parenchymzellen ganz beträchtliche Mengen von Alkaloid, andere weniger oder gar nichts; überhaupt ist es hier ganz unregelmäßig verteilt. In den Rindensträngen befindet sich das Alkaloid unregelmäßig verteilt im Parenchym; am meisten enthalten die den eigentlichen Siebelementen zunächst liegenden Zellen. Bei den inneren, an das Mark grenzenden Siebsträngen ist die Verteilung dieselbe. In den Siebröhren und den Geleitzellen war kein Alkaloidniederschlag wahrzunehmen. In den Markstrahlen von Rinde und Holz traten in den meisten Zellen starke Alkaloidniederschläge auf. Das Mark enthielt sehr reichliche Alkaloidmengen, jedoch in unregelmäßiger Verteilung. Es scheint als ob die Alkaloide mit dem Abstande von den Siebsträngen an Menge abnehmen." Er weist darauf hin, daß seine Beobachtungen mit denen Molle's (1895, pag. 11) nicht übereinstimmen.

Wie wir schon früher bemerkt haben, hatte die Pfropfung mit einem relativ dünnen Reis in den Spalt eines etwas dickeren Kartoffelsprosses stattgefunden, und war das Reis seitlich eingesetzt worden. So hat in allen diesen Pfropfungen die Verwachsung von Rinde mit Rinde nur auf einer relativ kurzen Strecke stattgefunden. Bei einer Pfropfung hatte auch an einer Stelle Verwachsung von Rinde und Mark stattgefunden. Auf der Seite in die das Reis eingesetzt worden war, an der also auch die Rinden miteinander verbunden waren, war das Holz am kräftigsten bei der Unterlage entwickelt.

In den untersuchten Fällen war nun stets sicher Alkaloid der Tabakpflanze in die Unterlage eingedrungen, bei einer Pfropfung reichlicher als bei der anderen. In allen Fällen war die Menge des in den Geweben der oberen Region der Unterlage befindlichen Alkaloides so ungemein groß, daß man nicht daran denken kann, daß die Alkaloidreaktion vom Alkaloide der Kartoffel herrühren könnte, auch das Aussehen des Alkaloidniederschlages sprach durchaus dafür, daß er mit dem Niederschlag in der Tabakpflanze identisch sei. Im allgemeinen nahm der Gehalt der Gewebe an Alkaloid in der ungefähr 10 cm langen relativen Hauptachse der Unterlage von oben nach unten zu ab. Dabei fand sich das Nikotin hauptsächlich in den Geweberegionen, welche senkrecht unter der Verwachsungsstelle der Rinden lagen, reichlich und war im allgemeinen am weitesten von der Pfropfstelle entfernt in den Phellodermzellen nachzuweisen. Bemerkenswert ist es, daß dann, wenn an einer Stelle Periderm gebildet wurde, meist auch in der Außenrinde etwas Alkaloid auftrat. Hervorzuheben ist besonders, daß Geleitzellen und Siebröhren frei von Alkaloid bleiben.

Als Beispiel für das speziellere Verhalten der verschiedenen Regionen einer Kartoffelunterlage wollen wir kurz noch die Sachlage für eine bestimmte Pflanze beschreiben. Die Skizze der Pfropfung mag die Orientierung erleichtern. Auf der linken Seite der Fig. 3 *B* liegt die Verwachsung der Rinden und die Überwallung; rechts sieht man den nicht verwachsenen Teil des Spaltes der Unterlage, in den in diesem Falle ein Bündel von Adventivwurzeln der Tabakpflanze locker hineingewachsen war. Ein bei III gemachter Durchschnitt würde ungefähr das Bild der Fig. 3 *A* geben. In dieser Figur, wie in der Fig. 3 *B* bedeutet *w* die Adventivwurzelquerschnitte, *P* Periderm. Es lag also an der ganzen linken Seite eine auf der Fläche keilförmig gestaltete Peridermschicht. Unter den Blattnarben, über denen die Reste sehr früh abgeschnittener, oberirdischer Zweige angedeutet sind, entsprangen zahlreiche Wurzeln der Kartoffelpflanze und die Kartoffeln tragenden Ausläufer, von denen nur die Schnittnarben gezeichnet sind. *a* und *a'* sind Basen von untersuchten, junge Kartoffeln tragenden Ausläufern; *w'* ist eine untersuchte Wurzel.

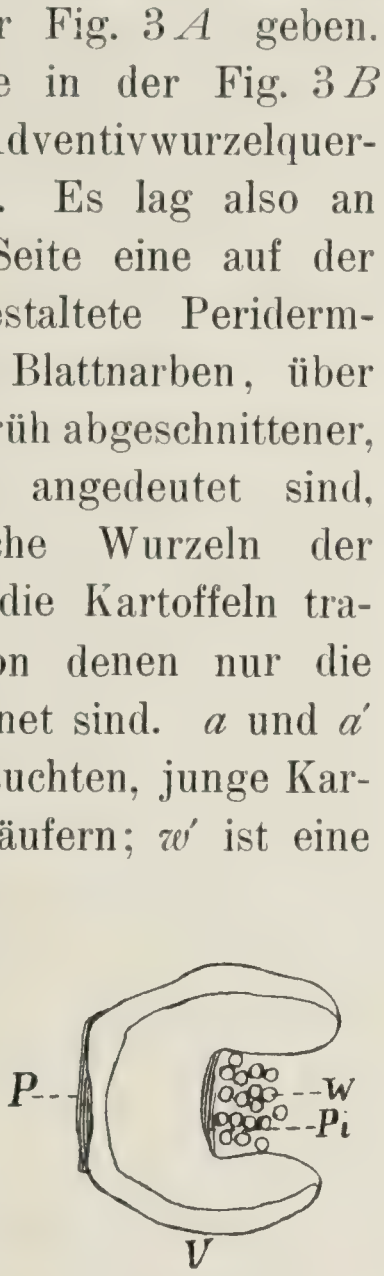


Fig. 3 *A*.

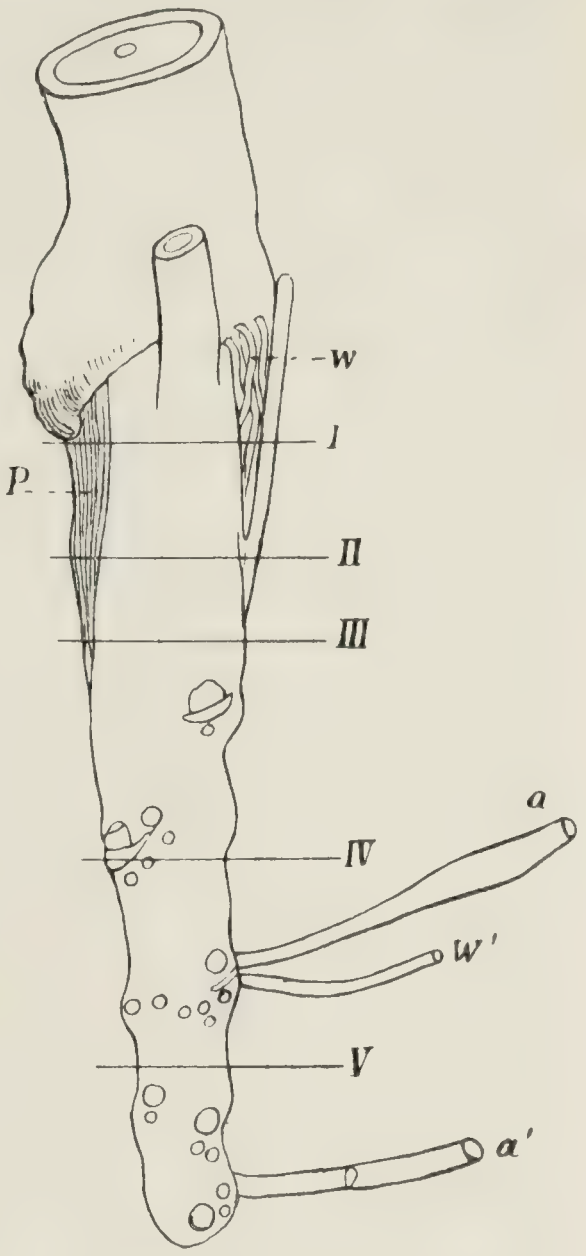


Fig. 3 *B*.

Ein Querschnitt durch die Region I der Kartoffelachse zeigte nun das folgende. Es fand sich ungemein viel Niederschlag im Phelloderm des Peridermkeiles (*P*), welcher unter der Rindenverwachsung lag. Ferner fand sich in vielen Zellen des Außenrindenparenchyms reichlich Alkaloid. In der sekundären Rinde lag in sehr vielen Parenchymzellen der Rindenstränge reichlicher Alkaloidniederschlag. Nach rechts und links von der Peridermschicht aus nahm der Alkaloidgehalt ab. In anormaler Weise hatte sich bei dieser Pfropfung auch innen ein Periderm (*Pi* Fig. 3 *A*) gebildet, und auch in dessen Phelloderm fand sich Alkaloid.

In der Region II waren Alkaloidverteilung und Alkaloidreichtum noch wesentlich die gleichen, und auch in Region III war nur eine geringe Abnahme des Alkaloidgehaltes zu konstatieren.

Im Querschnitt IV war das Alkaloid nur noch reichlich in den Phellodermzellen und in einzelnen Parenchymzellen der Rindenstränge zu finden, und im Querschnitte V war es reichlich nur im Phelloderm vorhanden. Der Querschnitt durch den an der Spitze zu einer kleinen, jugendlichen Knolle angeschwollenen Ausläufer *a* zeigte ein Periderm, in dem Alkaloid in ziemlicher Menge vorhanden zu sein schien, und in einzelnen Zellen der sekundären Rinde fand sich ein Niederschlag. Auch im Periderm der jungen, 2 cm dicken Kartoffel schien etwas reichlicher als im normalen Periderm Alkaloid zu liegen. Der Ausläufer *b* war frei von Alkaloid, besaß aber auch kein Periderm. Die Wurzel erschien alkaloidfrei. Da es unzweifelhaft ist, daß kleine Mengen eines mit Jodjodkalium nachweisbaren Alkaloids in einzelnen Regionen der Kartoffel vorkommen, haben wir eine Pflanze zum Vergleich mit einer normalen Kartoffelpflanze benutzt, um zu entscheiden, wie weit die Differenz der Reaktion geht. Die Vergleichung eines mit Jodjodkalium behandelten Querschnittes durch eine dicke Achsenbasis einer Kartoffelpflanze, die am 20. September aus dem Boden genommen worden war, mit dem ebenso behandelten Querschnitte durch den oberen Teil der Achse der als Unterlage für das Tabakpfropfreis benutzten Kartoffelpflanze zeigte, daß die normale Kartoffelachse keinen Niederschlag enthielt, der als Alkaloidniederschlag anzusehen war, daß ihre Zellen fast durchgängig homogen gelbbraun erschienen, während die als Unterlage benutzte Kartoffelachse deutliche Alkaloidniederschläge in größerer Menge enthielt. Es wurden nun Kartoffeln verschiedener Größe und verschiedenen Alters, die an der normalen Kartoffelpflanze gewachsen waren, mit analogen an der Unterlage gewachsenen verglichen. Sie zeigten folgendes: Eine ganz junge, 1,4 cm große Kartoffel von der normalen Kartoffelpflanze enthielt im Phelloderm, vielleicht auch in einzelnen Phellogenzellen deutlichen Alkaloidniederschlag. Eine gleich große Kartoffel vom obersten Internodium der Unterlage enthielt ungemein viel mehr und dunkleren Niederschlag in den gleichen Teilen. 3,5 cm lange Kartoffeln beider Arten verhielten sich genau so, nur fand sich bei der Nikotinkartoffel sogar teilweise Alkaloid in Außenrindenzellen. Selbst Kartoffeln von 9 cm Durchmesser wichen nicht wesentlich in ihren Eigenschaften von den jüngeren Kartoffeln ab. Obgleich wir glauben, daß auch im Periderm der großen Kartoffeln der Unterlage Nikotin vorkommt, so muß die Entscheidung über diese Frage doch besser der makrochemischen

Untersuchung überlassen werden. Im Periderm der alten, ausgesogenen Kartoffel, auf deren Sprossen die Pfropfung erfolgt war, fand sich kein Alkaloid.

Wenn wir allein die Resultate der mikrochemischen Untersuchung in das Auge fassen, so können wir daraus folgende Schlüsse ziehen:

1. Nikotin, welches in einer Zelle vorkommt, braucht nicht in dieser Zelle entstanden zu sein.

2. Nikotin vermag von der Zelle der Tabakpflanze zu der Zelle der als Unterlage benutzten Kartoffel zu wandern.

3. Es ist auch erwiesen, daß es in der Kartoffel und dem Tabak selbst von Zelle zu Zelle wandert.

4. Wenn wir die bei unseren mikrochemischen Untersuchungen gemachten Erfahrungen zusammenhalten, so scheint es, als ob folgendes bei der Wanderung des Nikotins aus der Tabakpflanze in die Kartoffel statthätte. Die lebenden Zellen des Periderms der Kartoffel wirken als die wichtigsten Speicher der Alkaloide. In der normalen Kartoffel werden dort zuerst in den fertig ausgebildeten Achsen die kleinen Alkaloidmengen gespeichert, und wenn die Kartoffelachse als Unterlage benutzt wird, so wird auch das Nikotin in den lebenden Peridermzellen angehäuft. So entsteht ein Diffusionsstrom des Nikotins, welcher nach diesen, das Konzentrationsgefälle wesentlich schaffenden Zellen hin gerichtet ist. Ist diese Bewegung eingeleitet, so speichern eventuell auch die Parenchymzellen der Rinde und schließlich des Holzes das Alkaloid in größeren Mengen, soweit sie in der Nähe dieses Diffusionsstromes liegen.

5. Wenn wir die Erfahrung im Auge behalten, daß die Siebröhren und die Geleitzellen hier und in anderen Fällen frei von Alkaloid sind, die Parenchymzellen, welche auf dem Wege nach den Speicherorten zu liegen, Alkaloid führen, so könnten wir vermuten, daß die Alkaloide nicht in den Siebröhren, sondern nur in den Parenchymzellen wandern; jedoch ist dieser Schluß nicht ganz sicher, weil die Leitungsorgane nicht reich an dem wandernden Stoffe zu sein brauchen.

Wir möchten aber doch noch darauf hinweisen, daß auch bei anderen Alkaloid enthaltenden Pflanzen die Siebröhren frei von Alkaloid bleiben. Molle (1895) gibt für Atropa Belladonna an, daß das Alkaloid in den Siebröhren fehle. Er sagt: „Les vaisseaux, les tubes criblés et les cellules annexes sont, à cet endroit les seules éléments qui n'en renferment point." Ebenso fand Siim-Jensen (1900) — wie wir sahen — die Siebröhren und Geleitzellen von Hyoscyamus niger frei von Alkaloid.

Schluß.

Bisher war nur über die Wanderung der Kohlehydrate durch die Pfropfstellen heteroplastischer Transplantationen sicheres bekannt. Daß nichtplastische Stoffe diese Wanderung ausführen könnten, war nicht genügend bewiesen. Die Versuche über die Wanderung Blausäure liefernder Glykoside ergaben keine sicheren Resultate (pag. 346), ebenso konnte eine Wanderung von Farbstoffen nicht nachgewiesen werden (pag. 347). Bezüglich der Alkaloide lagen einige zweifelhafte Angaben von Moens und Leersum (1882 und 1909), von Strasburger und Klinger (1885), die methodisch unzureichende von Grafe und Linsbauer (1906) und die für die Wanderung der Alkaloide sprechenden qualitativen Versuche von Laurent (1906—08) vor.

Durch den jetzt erbrachten sicheren Nachweise, daß die Alkaloide des Stechapfels und des Tabaks durch die Pfropfstellen zu wandern vermögen, ist klargelegt, daß auch nichtplastische Stoffe diese Wanderung auszuführen vermögen. So erscheint uns jetzt auch eine weitergehende Beeinflussung der sich in den Pfropfstellen mischenden Zellen der beiden Symbionten durch Anstoßreize möglich.

Alkaloide können in den mannigfaltigsten Zellarten der Angiospermen auftreten, in Meristemzellen, Parenchymzellen, Epidermiszellen, Milchröhren, Rhaphidenzellen, Stereiden, noch lebenden Peridermzellen, Endospermzellen (nicht in den Siebröhren). Es ist nun durch unsere Untersuchungen sicher geworden, daß sie nicht immer in den Zellen, in denen sie vorkommen, auch entstanden sind, daß sie auch durch Wanderung in sie hineingelangt sein können.

Ob bestimmte Zellarten oder Organe der Pflanze zur Bereitung der Alkaloide besonders befähigt sind, wissen wir nicht. Sicher ist es, daß das Alkaloid der Belladonna in den Laubblättern nicht unter dem Einflusse des Lichtes (ähnlich wie die Kohlehydrate) entsteht (pag. 321).

Bei Datura und Solanum sind die jungen Peridermzellen besonders zur Speicherung der Alkaloide, auch derjenigen, welche aus einem Symbionten der heteroplastischen Transplantation eingewandert sind und normaler Weise gar nicht in dem Gewebe der Datura- oder der Solanum-Art vorkommen, veranlagt und dienen als Anziehungspunkte für das wandernde Alkaloid.

Die Wanderung der Alkaloide der untersuchten Pflanzen auf weitere Strecken findet anscheinend nur im Parenchym, nicht in den Siebröhren statt. Die Wanderung scheint sehr langsam vor sich zu gehen.

Es ist zu betonen, daß wir ein klares Bild über die Morphologie der Wanderwege in der Pfropfstelle nicht besitzen. Daß die Tracheen

der Symbionten direkt in Verbindung treten, ist sehr wahrscheinlich. Wie sich die Siebröhren verhalten, wissen wir nicht, ebensowenig sind wir darüber aufgeklärt, ob die Protoplasten der beiden Symbionten durch Plasmaverbindungen verbunden sind oder nicht.

Wie die quantitative Analyse lehrt, findet bei der Verbindung $\frac{\text{Nicotiana Tabacum}}{\text{Nicotiana affinis}}$ eine reichliche Einwanderung von Alkaloiden vom Reis in die Unterlage statt.

In geringerem Maße wandern die Tabakalkaloide nach Aussage der quantitativen Analyse bei der Verbindung $\frac{\text{Nicotiana Tabacum}}{\text{Solanum tuberosum}}$, während die mikrochemische Analyse für eine reichlichere Wanderung zu sprechen scheint. Dieser Widerspruch läßt der Vermutung Raum, daß man mittels der quantitativen Methode die Alkaloide nicht alle nachweisen könne, daß diese z. B. vielleicht in eine durch Äther nicht mehr ausschüttelbare Verbindung überführt werden könnten, die die allgemeinen Alkaloidreaktionen zu geben imstande wäre.

In der Pfropfung $\frac{\text{Nicotiana Tabacum}}{\text{Nicotiana affinis}}$ würden die Tabakalkaloide nicht umgestaltet werden.

Bei der Pfropfung $\frac{\text{Datura Stramonium}}{\text{Solanum Lycopersicum}}$ findet die Einwanderung der Daturaalkaloide anscheinend noch verhältnismäßig reichlich statt, nicht so ausgiebig bei der Pfropfung $\frac{\text{Datura Stramonium}}{\text{Solanum tuberosum}}$. Auch in letzterem Falle kann man vermuten, daß die in Solanum tuberosum einwandernden Alkaloide teilweise umgestaltet werden, da die qualitativen Reaktionen nicht so ausfielen, wie man bei dem Vorkommen eines der Daturaalkaloide hätte erwarten sollen (pag. 370).

Die Einwanderung ist anscheinend ihrer Stärke nach abhängig von der besseren oder schlechteren Verbindung des Reises mit der Unterlage oder der Energie des Wachstums der Pfropfung. Ferner kann sie beschleunigt werden durch Beeinflussung des Reises. So wird z. B. die Einwanderung ausgiebiger, wenn man die Blattspreiten vom Mittelnerven der Laubblätter des Tabakreises der Pfropfung $\frac{\text{Nicotiana Tabacum}}{\text{Solanum tuberosum}}$ entfernt. Verdunkelung des Reises scheint die Auswanderung der Alkaloide nicht zu begünstigen (pag. 89).

Die Alkaloide scheinen sich im Reis von Datura und Nicotiana an der Basis anzusammeln, ähnlich wie es die Kohlehydrate anscheinend auch tun.

In der unter normalen Verhältnissen an Alkaloid sehr armen Unterlage der Pfropfung $\frac{\text{N. Tabacum}}{\text{N. affinis}}$ sammelt sich das Alkaloid unter Umständen in größerer Konzentration an, als sie das Alkaloid in der normalen Pflanze besitzt, welche das Reis lieferte (pag. 378 und 377), und sicher kann die Konzentration des Alkaloids in der Unterlage unter Umständen 10mal größer sein als im Reis.

Es macht den Eindruck, als werde das Reis von Nicotiana Tabacum durch die Einwirkung der Unterlage von Nicotiana affinis und von Solanum tuberosum ärmer an Alkaloid gemacht, als es als Zweig einer normalen Pflanze sein würde (pag. 379 und 383).

Die, wie gesagt, sehr langsam in die Unterlagen einwandernden Alkaloide von Datura und Nicotiana häufen sich an der Spitze der Unterlage, dicht unter der Pfropfstelle, an (pag. 378 und 382), während sie in um so geringeren Mengen in den Zellen der Unterlage zu finden sind, je weiter diese Zellen von der Pfropfstelle entfernt liegen. Sie gelangen so z. B. nur noch in Spuren oder überhaupt gar nicht mehr in die Knollen der als Unterlage benutzten Kartoffelpflanzen (pag. 369), wenn auch die Zellen unter der Pfropfstelle reich an Alkaloid geworden sind.

Wenn die artfremden Alkaloide in dem Parenchym der Kartoffelpflanze auf der Wanderung begriffen sind, so finden sie sich dabei dort stets in relativ geringer Konzentration, da anscheinend diese Zellform sowohl für das arteigene als für das artfremde Alkaloid keine besondere Speicherfähigkeit besitzt. Gelangt das artfremde Alkaloid jedoch in junge Peridermzellen, die für das arteigene Alkaloid die Speicher- oder Produktionsorte sind, so wird das artfremde Alkaloid ebenfalls dort angehäuft. So muß auch ein kontinuierlicher Diffusionsstrom durch das Parenchym von der Pfropfstelle aus nach den Peridermschichten ziehen.

Die Untersuchungen werden von uns fortgesetzt. Es soll versucht werden, die bei Propfungen $\frac{\text{Datura Stramonium}}{\text{Solanum tuberosum}}$ und $\frac{\text{Datura Stramonium}}{\text{Solanum Lycopersicum}}$ aus dem Reise in die Unterlage übergehenden Alkaloide in etwas größerer, zur chemischen Untersuchung genügenden Menge darzustellen, um womöglich die Fragen zu entscheiden, welches der Daturaalkaloide wandert, und ob chemische Umwandlungen dieser Alkaloide durch die Unterlage stattfinden.

Zuletzt möchten wir nicht unterlassen, unseren Herren Assistenten Dr. R. Gaze und R. Euker, welche uns bei den chemischen und botanischen Arbeiten unterstützt haben, bestens zu danken.

Literatur.

Baur, Erwin, Zur Ätiologie der infektiösen Panachierung. Berichte d. D. Bot. Ges. 1904, pag. 453.

Ders., Über die infektiöse Chlorose der Malvaceen. Sitzungsber. d. Königl. preuß. Akad. d. Wissensch. 1906, a., pag. 11.

Ders., Weitere Mitteilungen über die infektiöse Chlorose der Malvaceen und über einige analoge Erscheinungen bei Ligustrum und Laburnum. Ber. d. D. Bot. Ges. 1906, 6, pag. 416.

Ders., Über eine infektiöse Chlorose von Evonymus japonicus. Ber. d. D. Bot. Ges. 1908, Heft 9, pag. 711.

Ders., Referat über Winkler's Arbeit (1908). Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Vererbungslehre 1909, pag. 400.

Ders., Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „Varietates albomarginatae hort." von Pelargonium zonale. Zeitschr. f. indukt. Abstammungs- und Vererbungslehre 1909, pag. 330.

Clautriau, Localisation et signification des alcaloides dans quelques graines. Recueil de l'Institut botanique, publié par Errera (1894), Tome II, pag. 265.

Daniel, Recherches morphologiques et physiologiques sur la greffe; 2e. Partie. Revue générale de Botanique 1894, X, pag. 60.

Ders., La variation dans la greffe et l'hérédité des caractères acquis. Annales des Sciences Naturelles, „Botanique", 1898, Tome VIII, pag. 1.

Errera, Maistriau, Clautriau. Premières recherches sur la localisation et la signification des Alcaloides dans les plantes. Recueil de l'Institut Botanique Errera, 1906, Tome II (1887 erschienen), pag. 147.

Feldhaus, Quantitative Untersuchung der Verteilung des Alkaloides in den Organen von Datura Stramonium L. Diss., Marburg 1903.

Gräfe u. Linsbauer, Über die wechselseitige Beeinflussung von Nicotiana Tabacum und Nicotiana affinis bei der Pfropfung. Ber. d. D. Bot. Ges. 1906, pag. 366.

Guignard, Recherches physiologiques sur la greffe des plantes à acide cyanhydrique. Annales des Sciences Naturelles „Botanique", 1907, 9e. Série Tome VI, pag. 262.

Griffon, Nouveaux essais sur le greffage des plantes herbacées. Bull. Soc. Bot. Fr. 1908, 4e. Sér., Tome VIII, pag. 397—404.

Herse, Beiträge zur Kenntnis der histologischen Erscheinungen bei der Veredelung der Obstbäume. Arbeit aus der pflanzenphysiol. Versuchsstation Geisenheim. Landwirtsch. Jahrb. 1908, pag. 71.

Kircher, Über die mydriatisch wirkenden Alkaloide der Datura Metel, Datura quercifolia und Datura arborea. Diss., Marburg 1905.

Küster, Pathologische Pflanzenanatomie. Jena 1903, G. Fischer.

Korschelt, Über die Beeinflußung der Komponente bei Transplantation. Medizinisch-naturwissensch. Archiv, Bd. I (1908), Heft 3, pag. 447.

Laurent, Ch., Sur la présence de l'atropine dans des greffes de Belladonne et de Tomate. Assoc. franç. pour l'avancement des sciences 1905.

Laurent, Ch., Sur la variation de la quantité d'atropine et les recherches de cet Alcaloide dans des greffes de Belladonne et de Tomate. Extrait de la Revue Bretonne de Botanique, Nr. 2, 15. Juni 1906.

Ders., Étude sur des modifications que peut amener la greffe dans la constitution des plantes. Rennes. Imprimerie des Arts et Manufactures. 22. Rue de Nemours, 1908.

Van Leersum, Over den invloed die de Cinchona succirubra-onderstam en de daarop geënte Ledgeriana, ten opzichte van het Alcaloidgehalte wederkeerig op elkander uitoefenen, 1899. Natuurkundig Tijdschr. van Ned. Ind. 1900, Deel LIX, pag. 33—43.

Lindemuth, H., Über vegetative Bastarderzeugung durch Impfung. Landwirtsch. Jahrb. 1878, Heft 6, pag. 887.

Ders., Über angebliches Vorhandensein von Atropin in Kartoffelknollen infolge von Transplantation und über die Grenzen der Verwachsung nach dem Verwandtschaftsgrade. Ber. d. D. Bot. Ges. 1906, pag. 428.

Ders., Studien über die sogenannte Panachure und über einige begleitende Erscheinungen. Landwirtsch. Jahrb. 1907, Heft 6, pag. 807.

Lotsy, J. B., Waar wordt het alcaloid geformdt? Physiologische Proeven, genomen met Cinchona succirubra. Mededelingen uit's Landsplantentuin, Deel 36, pag. 9 ff. Batavia 1899.

Meyer, Arthur, Untersuchungen über die Stärkekörner. Jena 1895, G. Fischer.

Ders., Bildung der Stärkekörner in den Laubblättern aus Zuckerarten, Mannit und Glyzerin. Bot. Ztg. 1886, pag. 87.

Ders., Die Plasmaverbindungen und die Fusionen der Pilze der Florideenreihe. Bot. Ztg. 1902, Heft 7 u. 8.

Ders. und Schmidt, Ernst, Die Wanderung der Alkaloide aus dem Pfropfreis in die Unterlage. Ber. d. D. Bot. Ges. 1907, pag. 131.

Ders., Erstes mikroskopisches Praktikum, 2. Aufl., Jena 1907.

Moens, J. C. B., De Kinacultuur in Azie. Batavia, Ernst & Cie.

Molle, Ph., Recherche de microchimie comparée sur la localisation des alcaloides dans les Solanacées. Mémoires couronnés et autres mémoires publiées par l'Academie royale de Belgique, Tome LIII, 1, 1895.

Morren, E., Contagion de la panachure (Variegatio). Bull. de l'Academie royale de Belgique 1896, 2e. Série, Tome XXVIII, Nr. 11, pag. 434.

Noll, Die Pfropfbastarde von Bronvaux. Sitzungsber. d. Niederrhein. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde, Bonn 1905, Sitzung vom 8. Mai 1905.

Osenbrüg, Über die Entwicklung des Samens der Areca Catechu L. und die Bedeutung der Ruminationen. Diss., Marburg 1891.

Schmitthenner, Über die histologischen Vorgänge beim Veredeln. Diss., Würzburg 1907.

Siim-Jensen, Beiträge zur botanischen und pharmakognostischen Kenntnis von Hyoscyamus niger L. Diss., Marburg 1901.

Steffen, Histologische Vorgänge beim Veredeln, insbesondere bei Okulationen und Kopulationen. Diss., Würzburg 1908.

Strasburger, Über Verwachsung und deren Folgen. Ber. d. D. Bot. Ges. 1885, pag. 34.

Ders., Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. Jahrb. f. wissensch. Botanik 1901, pag. 493.

Ders., Histologische Beiträge zur Vererbungsfrage. Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wissensch. Bot. 1906, pag. 42.

Ders., Zu dem Atropinnachweis in den Kartoffelknollen. Ber. d. D. Bot. Ges. 1906, pag. 599.

Ders., Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybridenfrage. Jahrb. f. wissensch. Bot. 1907, pag. 482.

Ders., Meine Stellung zur Frage der Pfropfbastarde. Ber. d. D. Bot. Ges. 1909, pag. 511.

Timpe, Panaschierung und Transplantation. Jahrb. d. Hamburger wissensch. Anstalten 1906, Bd. XXV.

Vöchting, Über Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen 1892.

Ders., Über die durch Pfropfen herbeigeführte Symbiose des Helianthus tuberosus und Helianthus annuus. Sitzungsber. der Kgl. preuß. Akademie der Wissenschaften, 12. Juli 1894.

Voß, Über die durch Pfropfung herbeigeführte Symbiose einiger Vitis-Arten, ein Versuch zur Lösung der Frage nach dem Dasein der Pfropfhybriden. Landwirtschaftl. Jahrb. 1904, pag. 961.

Winkler, Hans, Über Pfropfbastarde und pflanzliche Chimären. Ber. d. D. Bot. Ges. 1907, pag. 568.

Ders., Solanum tubingense, ein echter Pfropfbastard zwischen Tomate und Nachtschatten. Ber. d. D. Bot. Ges. 1908, pag. 595.

Ders., Weitere Untersuchungen über Pfropfbastarde. Zeitschr. f. Bot. 1909, pag. 21.

Zimmermann, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Pflanzenzelle, Heft 2, pag. 81. Tübingen 1891.

Chromosomenzahl.

Von **Eduard Strasburger.**

(Mit Tafel VI.)

In Alkohol eingelegte Blütenstände von Wikstroemia canescens Meissn., einer Pflanze, von deren Untersuchung ich hier ausgehen werde, verdanke ich Mian Birbal, dem einstigen Campmanager von Dietrich Brandis in Britisch-Indien. Mian Birbal sammelte sie im Forest District Chakrata, an den südlichen Abhängen des Himalaya, nicht allzufern von Mussoorie. Die Sendung wurde durch den Superintendenten des botanischen Gartens zu Sibpur bei Kalkutta, Andrew Tomas Gage, gütigst übermittelt.

In der zweiten Auflage des umfangreichen Werkes „Indian Trees", die der unermüdliche, um die indische Forstwirtschaft so hochverdiente Dietrich Brandis im 83. Lebensjahre, kurz vor seinem Tode, die Freude hatte, noch zu vollenden, finden sich zwei Arten von Wikstroemia angeführt[1]), W. canescens Meissn. und W. indica C. A. Mey.

Ich hatte gefunden[2]), daß die apogame Wikstroemia indica, im Verhältnis zu anderen von mir untersuchten normalgeschlechtlichen Thymeläaceen, sich durch Chromosomenreichtum auszeichnet, und schloß daraus, daß sie ein neues Beispiel für die Zunahme der Chromosomenzahl bei Geschlechtsverlust abgebe. Die von mir studierten normalgeschlechtlichen Thymeläaceen gehörten aber anderen Gattungen der genannten Familie an. Daher mußte ich es mir sehr wünschen, auch eine normalgeschlechtliche Art der Gattung Wikstroemia untersuchen zu können, und eine solche war, soweit ich das an Herbar-Material hatte feststellen können, die indische Wikstroemia canescens.

Ich nahm daher mit großem Dank das Anerbieten von Lady Brandis, der Witwe meines verehrten Freundes, den ich wegen seines hohen Idealismus und uneingeschränkten Wohlwollens überaus schätzte, an, ihre alten indischen Beziehungen in den Dienst meines Wunsches zu stellen. Das war der Weg, der zu dem im britisch-indischen Forstdienst noch tätigen Hindu Mian Birbal führte.

---

1) Auf pag. 545 des 1906 erschienenen Werkes.

2) Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis und Reduktionsteilung. Histol. Beiträge 1909, Heft VII, pag. 74.

Wikstroemia canescens wird in den „Indian Trees“ als kleiner Strauch geschildert, mit schlanken, seidenhaarigen Ästen, länglich lanzettlichen, abwechselnd gegenständigen Blättern, gelben, zu Rispen vereinigten Blüten. Mein Alkoholmaterial von Wikstroemia canescens, verglichen mit jenem der W. indica, zeigt, daß die Blüten der ersten Art schlanker und etwas länger als jene der letzteren sind, zudem auch Behaarung besitzen. Während meine aus dem Buitenzorger botanischen Garten stammende W. indica-Blüten am Grunde ihres Fruchtknotens meist zwei lanzettliche, mehr oder weniger median inserierte Schüppchen „squamulae hypogynae“ aufzuweisen hatten[1]), war in den Blüten der W. canescens nur ein solches, median nach außen stehendes, dafür aber kräftiger entwickeltes Schüppchen vorhanden. Aufwärts spaltete es sich meist in mehrere lanzettliche Lappen und reichte mit diesen bis über die halbe Höhe des Fruchtknotens hinauf. Ein drüsiger Bau kam diesem Schüppchen ebensowenig wie jenen von W. indica zu.

Die beiden in Betracht kommenden Spezies der Wikstroemia hat C. F. Meissner, in de Candolle's „Prodromus“[2]), vornehmlich wegen der abweichenden Ausbildung ihrer Frucht in zwei verschiedenen Sektionen der Gattung untergebracht. Wie übereinstimmend bei alledem der Blütenbau beider Arten ist, das lehrt am besten ein Vergleich der medianen Längsschnitte ihres Fruchtknotens. Ich reproduziere zu diesem Zweck hier, als Fig. 1, Taf. VI, das entsprechende Bild der Wikstroemia indica aus dem VII. Heft meiner histologischen Beiträge, und stelle ihm zur Seite, als Fig. 2, das gleiche Bild der W. canescens. Der Bau der Samenanlage und ihre Einfügung stimmen in beiden Fällen überein. Auch bei der normalgeschlechtlichen W. canescens ist der Griffelkanal eng, und es dringt von seiner Mündungsstelle ein zapfenförmiger Obturator, aus gestreckten Zellen, in die von dem inneren Integument gebildete Mikropyle ein. Doch ist dieser Obturator merklich schwächer als bei der apogamen W. indica ausgebildet. Die kopfförmigen, mit einzelligen Papillen reich besetzten Narben und kurzen Griffel zeigen den gleichen Bau. Andererseits ist der Fruchtknoten schlanker, und ein wesentlich größerer Zwischenraum trennt die Basis der Samenanlage von dem Boden der Fruchtknotenhöhlung. An seiner Insertionsstelle ist der Fruchtknoten stielförmig gestreckt, auch, zum Unterschied von W. indica, auf seiner Oberfläche mit einzelligen, borstenförmigen Haaren besetzt.

---

1) A. a. O. pag. 84.
2) 1856, Vol. XIV, pag. 543 u. 547.

So nahe nun auch W. canescens in allen wesentlichen Teilen ihres Blütenbaues mit W. indica übereinstimmt, so abweichend sind in mancher Beziehung die Vorgänge, die sich in ihren Gonotokonten abspielen. Denn die Untersuchung lehrt, daß W. canescens in diesen Vorgängen den früher von mir untersuchten normalgeschlechtlichen Thymeläaceen, aus den Gattungen Daphne und Gnidia, völlig gleicht. Die in ihre Reduktionsteilung eintretenden Pollenmutterzellen sondern neun Gemini aus dem Gerüstwerk ihres Mutterkerns aus. Diese sind, ebenso wie bei Daphne und Gnidia, an der Kernwandung während der Diakinese verteilt und werden dann, in genau übereinstimmender Weise, in die Spindel eingeordnet. Man wolle die Bilder Fig. 3 und 4, die ich hier beifüge, mit den früher publizierten[1]) von Daphne und Gnidia vergleichen[2]). — Eine diploid-somatische Kernspindel aus dem Nucellus von W. canescens, Fig. 5, lehrt, daß die Chromosomenzahl in den Zellen des Sporophyts entsprechend größer als in jenen des Gametophyts ist. Die Sonderung der Chromosomen während der Karyokinese ist im Sporophyt vorwiegend eine gute, so daß man die zu erwartenden 18 Elemente meist unschwer abzählen kann. — In der Embryosackmutterzelle, deren Anlage sich wie bei Daphne und Gnidia vollzieht, führt der Mutterkern in typischer Weise seine Reduktionsteilung aus. Die zwei Zellen, die aus der Embryosackmutterzelle hervorgehen, wiederholen die Teilung, wobei die Teilungsachse der oberen Zelle zur Längsachse des Nucellus geneigt zu sein pflegt oder sie sogar rechtwinklig schneidet. Das gibt Anordnungen, die an Tetraden erinnern, in Übereinstimmung mit dem, was ich für Daphne und Gnidia früher geschildert habe[3]). Die untere, sich durch ihre Größe von Anfang an markierende Zelle dieser Tetrade wächst nun zum Embryosack aus, unter Einhaltung der für typische Angiospermen üblichen Entwicklungsvorgänge.

Und nun kehren wir zu der apogamen Wikstroemia indica zurück. Ihre Pollenmutterzellen führen, sofern nicht Hemmungen sich zuvor schon geltend machten, ihre Reduktionsteilung regelrecht aus. Man sieht die Gemini während der Diakinese gleichmäßig an der Kernwandung verteilt, und ohne Störung werden sie dann auch in die Kernspindel eingereiht. Doch die Zahl dieser Gemini ist weit größer als bei W. canescens. Hans Winkler hatte 26 Elemente in Polansichten

1) A. a. O. Taf. III, Fig. 70 u. 71.
2) Auch die weiteren Vorgänge in den Pollenmutterzellen stimmen überein.
3) A. a. O. pag. 77.

der Reduktionskernplatte gezählt[1]), mich führten meine Bestimmungen durchschnittlich zu derselben Zahl[2]). Auch jetzt, wo ich über weit mehr Beobachtungen verfüge, muß ich bei dieser Zahl als der häufigsten bleiben, doch betonen, daß sie nicht die einzig vorkommende ist. Es kann eine Anzahl von Gemini fehlen und ihre Gesamtmenge bis auf 23, ja selbst 22, zurückgehen, andererseits bis auf 29 steigen. Eine Kernplatte der Reduktionsspindel in Polansicht, welche die früher schon angegebenen 26 Gemini zeigt, bilde ich in Fig. 6 ab, füge aber eine andere in Fig. 7 mit 28 Gemini hinzu. Einen ganz sicheren Fall von 23 Chromosomen gibt die Fig. 9 in a und b wieder. Sie stellt eine zeitige Anaphase des Reduktionsteilungschrittes vor, die so orientiert war, daß man beide Tochterkernanlagen in Flächenansicht studieren konnte. Ein Wechsel der Einstellung ließ die genaue Zählung der Tochterchromosomen des höher gelegenen Kerns a und des tiefer gelegenen b zu, und beide Zählungen kontrollierten sich gegenseitig.

Wie ein Vergleich der die Reduktionsspindel führenden Pollenmutterzellen der Wikstroemia canescens (Fig. 3 u. 4) mit jenen der W. indica (Fig. 6 u. 7) lehrt, hat die Vermehrung, welche die Chromosomen bei W. indica erfuhren, nicht etwa zugleich eine Abnahme ihrer Größe veranlaßt. Die Gemini der W. indica sind vielmehr sogar größer als die von W. canescens. Zudem ist entsprechend der Zunahme der Chromosomenzahl der Durchmesser des ganzen Kernes gewachsen. Die Zahl 9 der Gemini kann nicht als Eigentümlichkeit der Wikstroemia canescens gelten. Letztere stimmt vielmehr in dieser Zahl mit den andern bisher untersuchten Thymeläaceen überein. Aus diesem Grunde muß die haploide Chromosomenzahl 9, die diploide 18 den Ausgangspunkt für etwaige Deutungsversuche anderer in der Gattung Wikstroemia vorkommenden Chromosomenzahlen bilden. Für die chromosomenreiche Wikstroemia indica erscheint diese Annahme um so berechtigter, als diese Wikstroemia trotz Chromosomenreichtums mit der chromosomenarmen W. canescens in ihren spezifischen Merkmalen recht nahe übereinstimmt.

Wollte man annehmen, daß jedes Chromosom der W. canescens durch quere Teilungen in drei aufeinanderfolgende Stücke zerfallen sei, so würde das für den Sporophyt der W. indica 54 Chromosomen, für die Reduktionsteilung in seinen Pollenmutterzellen somit 27 Gemini ergeben, also Zahlen, die mit den beobachteten annähernd überein-

1) Über Parthenogenesis bei Wikstroemia indica. Ann. du Jard. bot. de Buitenzorg, 2. sér., Vol. V, 1906, pag. 225.

2) A. a. O. pag. 56.

stimmen. Doch gegen die Wahrscheinlichkeit einer derartigen Querteilung sprechen die beobachteten Größenverhältnisse der Chromosomen, sowie die Größe der Kerne, welche gebieterisch die Annahme verlangen, daß sich bei W. indica die Zahl ganzer Chromosomen vermehrt habe.

Daher erscheint mir nur die Vorstellung zulässig, daß eine Vermehrung der Chromosomen bei Wikstroemia indica auf dem Wege von Längsspaltungen erfolgt sei.

Längsspaltungen von Chromosomen liefern aber übereinstimmende Produkte, die, zu einem Kern vereinigt, eine Verdoppelung bzw. noch stärkere Vervielfältigung seiner Erbeinheiten bedingen müssen. Zwei Wege aus dem Bereich unserer Erfahrungen könnten ein solches Ergebnis zeitigen: eine mitotische Kernteilung, die von einer Wiedervereinigung der Tochterkerne gefolgt wird, oder überzählige Längsspaltungen der Chromosomen in den Prophasen einer Kernteilung. — Für mitotische Kernteilungen innerhalb eines Zelleibes, der seinerseits ungeteilt bleibt und in dem dann Kernverschmelzungen erfolgen oder doch erfolgen können, bieten uns die Tapetenzellen von Antherenfächern ein geläufiges Beispiel. Wir vermögen ähnliche Erscheinungen auch durch entsprechende Beeinflussung sich teilender Zellen künstlich zu bewirken. In den Tapetenzellen bestimmter Pflanzen, um bei diesem Objekt zuerst zu verweilen, können Kerne, deren Chromosomenzahl durch einen Verschmelzungsvorgang vermehrt wurde, sich weiter normal teilen. Die Produkte künstlicher, durch Chloralhydrat bewirkter Kernverschmelzungen in Wurzelspitzen gehen ebenfalls, bei richtiger Versuchsanstellung, mit ihrer vermehrten Chromosomenzahl eine normale Teilung ein, die von Zellteilung begleitet wird[1]). — Den Fall einer Vermehrung der Chromosomen durch überzählige Längsspaltungen konnte ich im unteren Kern der Embryosackanlage von Lilium sicherstellen[2]), der seine Nachkommen nicht mit 12 Chromosomen, wie es sich normalerweise gebührt, sondern meist mit 24, doch unter Umständen auch mit etwas weniger oder mehr Chromosomen ausstattet. Besonders kräftige Ernährung regt ihn, allem Anschein nach, zu solcher Überproduktion von Chromosomen an. Führen nicht alle seine Ursprungschromosomen die überzählige Längsspaltung aus, so weisen seine Tochter-

1) Vgl. die Aufsätze von B. Němec, Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, Bd. XXXIX, pag. 668, und von mir, Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage. Ebenda, 1907, Bd. XLIV, pag. 482.

2) Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1908, Bd. XLV, pag. 485.

kerne weniger als die Doppelzahl von Chromosomen auf; wiederholt sich an einzelnen Chromosomen die überzählige Längsspaltung zum zweiten Male, so steigt dementsprechend ihre Gesamtzahl.

Will man es gelten lassen, daß die hohe Chromosomenzahl der Wikstroemia indica auf einer erblich fixierten Vermehrung ihrer Chromosomen durch Längsspaltung beruht, so würde diese Pflanze mit einem mehrfachen Satz homologer Chromosomen in ihren Kernen ausgestattet sein. Auf einen ähnlichen Gedankengang ist Hugo de Vries[1]) und im Anschluß an ihn Reginald Ruggles Gates[2]) durch die Verdoppelung, welche die Chromosomenzahl bei Oenothera gigas erfahren hat, gelenkt worden. Ich komme weiterhin darauf zurück. Bei W. indica könnte es sich nicht um eine einzige Verdoppelung jener Chromosomenzahl, die der W. canescens zukommt, handeln; das Ergebnis wäre zu klein: der Vorgang müßte sich wiederholen. Ich weiß mir den phylogenetischen Weg, den die Vermehrung der Chromosomenzahl in der Gattung Wikstroemia zurücklegte, um zu W. indica zu gelangen, kaum anders vorzustellen, als daß ich annahm, es sei, aus gegebenen Gründen, in einem befruchteten Wikstroemia-Ei, das die ursprünglichen 2×9 Chromosomen im Keimkern führte, einer Verdoppelung dieser 18 Chromosomen nicht die Zellteilung gefolgt, was die Entstehung eines Kerns mit 36 Chromosomen veranlaßte. Erst dieser Kern hätte dann als Ausgangspunkt für die Keimbildung gedient, um ein tetraploides Individuum zu erzeugen, das diploide Sporophyten und damit auch diploide Geschlechtsprodukte liefern mußte. Aus letzteren wären bei der Befruchtung weitere tetraploide Individuen hervorgegangen. Was die angenommene Chromosomenverdoppelung im Keimkern anbetrifft, so kann man sich diese sowohl als Folge einer unvollendeten Kernteilung denken, die nach vollzogener Trennung der Tochterchromosomen in der Anaphase rückläufig wird und ein Verschmelzungsprodukt mit doppelter Chromosomenzahl liefert, oder auch als verursacht durch die Vereinigung der schon getrennten ersten beiden Kerne der Keimanlage, auf deren Bildung eine Zellteilung nicht folgte. Die beiden Vorgänge können wir uns künstlich in chloralisierten Erbsenwurzeln vorführen. Ihnen können auch analoge Beobachtungen aus dem Tierreich angeknüpft

---

1) Bastarde von Oenothera gigas. Ber. d. Deutschen bot. Gesellsch. 1908, Bd. XXVIa, pag. 756, Anm. 2.

2) The Behavior of the Chromosomes in Oenothera lata $\times$ gigas. Bot. Gazette 1909, Vol. XLVIII, pag. 180, Anm. 1, sowie in der soeben im III. Band des Archivs für Zellforschung 1909, pag. 525 erschienenen Arbeit: The Stature and Chromosomes of Oenothera gigas, De Vries'.

werden. In Eiern der Molluske Mactra, die K. Kostanecki mit KCl-Gemischen zu künstlicher Parthenogenesis anregte[1]), führte der Eikern, und zwar in diesem Falle, um den durch die nicht erfolgte Befruchtung verursachten Ausfall an Chromosomen zu decken, eine „intranukleare Mitose“ aus. Die beiden dadurch erzeugten Kerne kamen zur Vereinigung, um eine Kernspindel mit der der Furchungsspindel eines befruchteten Eies zukommenden Chromosomenzahl zu bilden[2]). — Durch Schütteln von Seeigeleiern kurz nach der Befruchtung konnten Marcella Boveri[3]) und Th. Boveri[4]) es erreichen, daß sich das Spermatozoencentrosom nicht teilt und im Ei anstelle des Amphiasters sich ein großer Monaster bildet. Die durch Längsspaltung verdoppelten Chromosomen werden nicht auf zwei Tochterkerne verteilt, bilden vielmehr einen entsprechend großen Kern. Die aus diesem Kern entstehenden Tochterkerne sind dementsprechend mit einer doppelten Chromosomenzahl ausgestattet. Auch durch Einwirkung von CO_2-haltigem Seewasser vermochte Emil Godlewski jun. bei Echiniden die Zellteilungen zu hemmen und Kernverschmelzungen zu veranlassen, deren Produkte sich durch entsprechend hohe Chromosomenzahlen auszeichneten[5]). Ein solcher Vorgang, meint er[6]), könnte auch unter dem Einfluß von Agentien, welche künstliche Parthenogenesis hervorrufen und die Zellteilung hindern, einen ähnlichen Effekt haben. Für unseren Zweck hat man sich Bedingungen vorzustellen, die auch im befruchteten Ei die Teilung des Cytoplasten, nicht aber des Keimkerns unmöglich machten und zur Wiedervereinigung der Kernteilungsprodukte führten. Die von M. und Th. Boveri durch Schütteln erreichte Chromosomenverdoppelung ohne Zellteilung, über die zuvor berichtet wurde, bezog sich ja auch auf befruchtete Seeigeleier.

---

1) Cytologische Studien an künstlich parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Mactra. Archiv f. mikroskop. Anat. 1904, Bd. LXIV, pag. 1.

2) Ebenda, pag. 20 ff., 89.

3) Über Mitosen bei einseitiger Chromosomenbindung. Jenaer Zeitschr. f. Naturwissensch. 1903, Bd. XXXVII, pag. 401, 442.

4) Über das Verhalten des Protoplasmas bei monozentrischen Mitosen. Sitzungsber. d. Physik.-med. Gesellsch. zu Würzburg 1903, Bd. XXXVI, Sonderabdruck, pag. 1.

5) Plasma und Kernsubstanz in der normalen und durch äußere Faktoren veränderten Entwicklung der Echiniden. Archiv f. Entwicklungsmechanik der Organismen 1908, Bd. XXVI, pag. 320.

6) Das Vererbungsproblem, im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet. 1909, pag. 137.

Daß Pflanzen unter der plötzlichen Vermehrung ihrer Chromosomenzahl nicht zu leiden brauchen, das zeigen Prothallien von Farnen, Marsilien, Phanerogamen, die durch Sprossung aus dem Sporophyt oder durch Ausschaltung der Reduktionsteilung doppelchromosomig werden. Denn in beiden Fällen werden ihrem Körper ganz unvermittelt zweimal soviel Chromosomen, als sie normalerweise haben sollten, zugeteilt. Selbst eine ganz künstlich veranlaßte Verdoppelung ihrer Chromosomenzahl lassen sie sich gefallen, wie das Élie und Émile Marchal durch Erziehung von diploiden Gametophyten bei Laubmoosen bewiesen haben[1]). Andererseits ist kein Fall, mit Ausnahme eines einzigen, der später erörtert werden soll, bei höher organisierten Pflanzen bekannt geworden, wo ein Ei sich zum Aufbau eines auf die halbe Chromosomenzahl reduzierten Sporophyten entschlossen hätte.

Wir betonten es bereits, daß zur Schaffung der Chromosomenzahlen von Wikstroemia indica die einmalige Kernverschmelzung im befruchteten Ei einer mit 18 Chromosomen im diploiden Kern ausgestatteten Wikstroemia-Spezies nicht genügen würde. Der Vorgang müßte sich somit noch einmal bei einem der bereits tetraploid gewordenen Individuen wiederholen. Das würde aber octoploide, also noch chromosomenreichere Sporophyten liefern, als sie der W. indica zukommen. Allein, schließt das die gemachten Annahmen einer zweimaligen Kernverschmelzung wirklich aus? Vielleicht nicht, wenn wir alle unsere an den Pollenmutterzellen der W. indica gesammelten Erfahrungen gleichmäßig berücksichtigen. Tatsächlich haben uns die Zählungen der Gemini in den Kernplatten der Reduktionsspindeln dort Schwankungen zwischen 22 und 29 ergeben. An der vollen Sicherheit der Zählung war vielfach nicht zu zweifeln und aus ihr somit zu entnehmen, daß eine Verminderung der Zahl der Gemini innerhalb der beobachteten Grenzen möglich ist. Seitliche Verschmelzungen unter den Gemini konnten das Ergebnis beeinflussen, doch nicht die extremen Unterschiede decken. Die annähernd übereinstimmende Größe der Gemini, wie sie sich aus dem Aussehen der Gemini, im besonderen jener unserer Fig. 7 ergibt, sprach zudem gegen eine solche Annahme. Das zugängliche Beobachtungsgebiet wies vielmehr auf Vorgänge hin, die zu einer Verminderung der Chromosomenzahl führen. Es könnte somit bereits die Zahl 36, die sich für die Gemini aus den phylogenetisch

1) Aposporie et sexualité chez les Mousses. Bull. de l'Acad. royale de Belgique 1907, pag. 765. Vgl. auch dazu meine Histol. Beiträge 1909, Heft VII: Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts usw., pag. 109 u. 110.

vorausgesetzten zweimaligen Kernverschmelzungen ergibt, im Laufe der Zeiten auf die jetzt zu beobachtenden Zahlen zurückgegangen sein.

Eine solche Annahme scheint zunächst jenen Anschauungen über Chromosomenindividualität und konkrete Erbeinheiten zu widersprechen, die ich sonst vertrete. In Wirklichkeit tut sie es aber nicht, wenn sie mit der Voraussetzung von Polyploidie verknüpft wird. Ist jede Erbeinheit und jede Chromosomenart mehrfach im Kern vertreten, so mögen diese Wiederholungen Bedingungen schaffen, die zu einer Verminderung der überzähligen Chromosomen führen. Vielleicht werden derartige Ausschaltungen von Chromosomen bei W. indica in den Pollenmutterzellen während der Prophasen der Reduktionsteilung an den Anlagen der Gemini vollzogen, und daraus könnte sich die etwas schwankende Zahl der Gemini erklären. Die Reduktion trifft im allgemeinen wohl übereinstimmend je zwei schon frühzeitig vereinte Chromosomen, so daß unpaarige Chromosomen nicht in die Erscheinung zu treten brauchen und das regelrechte Aussehen der Kernplatte daher nicht stören. Wohl aber fällt unter Umständen in einer solchen Kernplatte der eine oder der andere Geminus durch seine geringe Größe auf. Das gilt beispielsweise für den einen Geminus rechts in der mit 28 Gemini versehenen Kernplatte, welche die Fig. 7 in Polansicht uns vorführt. Er mag bis auf diesen Rest rückgebildet sein.

Von den Erörterungen anderer Möglichkeiten, die zu einer Vermehrung des Chromosomensatzes in den Kernen der W. indica hätten führen können, sehe ich zunächst ab und bemerke nur, daß ich bei dem Versuch, sie anzuwenden, auf wesentlich größere theoretische Schwierigkeiten stieß, als auf dem hier eingeschlagenen Wege, der allerdings auch nicht immer eben war.

Ich schränke damit den von mir eingenommenen Standpunkt zunächst absichtlich ein und mache vor allem den Versuch, ihn durch weitere Tatsachen zu stützen.

Die apogamen Eualchimillen, die ich seinerzeit untersuchte[1]), ergaben mir 32 Gemini für ihre Pollenmutterzellen. Nur 16 Gemini hatten Sv. Murbeck[2]) und dann ich[3]) in den Gonotokonten der normalgeschlechtlichen, zu dem Subgenus Aphanes gehörenden Alchimilla

1) Die Apogamie der Eualchimillen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, Bd. XLI, pag. 94.

2) Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung Alchimilla. Lund's Univers. Arsskrift, Bd. XXXVI, Afdeln. 2, Nr. 7. Kongl. Fysiografiska Sällskapets Handlingar 1903, Bd. XI, Nr. 7.

3) A. a. O. pag. 95.

arvensis gefunden. Vergleicht man die Gemini der Eualchimillen mit jenen der Alchimilla arvensis, so findet man sie gleich groß. Ein Blick auf die Figuren 1, 4 und 11, 13 der Tafel I meiner unten zitierten Arbeit genügt, um das festzustellen. Das nämliche lehrt der Vergleich der Gemini der A. arvensis mit jenen der eine besondere Unterabteilung der Eualchimillen bildenden A. pentaphylla, die zwar normalgeschlechtlich ist, sich dessenungeachtet aber mit 32 Gemini, wie die anderen Eualchimillen, ausgestattet zeigt[1]). Entsprechend dem Umstande, daß den Gemini der Eualchimillen dieselbe Größe wie jenen der A. arvensis zukommt, sie aber in doppelter Zahl vertreten sind, weisen die Reduktionskerne der Eualchimillen eine entsprechende Größenzunahme auf. Auch hier also deuten sichtbare Merkmale darauf hin, daß die Zahl ganzer Chromosomen bei Eualchimillen, gegen A. arvensis, verdoppelt ist. Die Sporophyten der Eualchimillen müßten, hiernach zu urteilen, mindestens tetraploid sein. Möglicherweise verfügen sie aber über eine noch höhere Zahl homologer Chromosomensätze, denn die Untersuchung anderer Gattungen der Rosifloren ergab für diese weit niedrigere Chromosomenzahlen[2]). Bei den Rubus-Arten fand ich nur 6 Gemini in den Gonotokonten, bei den in Untersuchung genommenen Rosen 8. Sollte die Zahl 16 der Gemini im Subgenus Aphanes der Gattung Alchimilla etwa schon die Verdoppelung einer Ursprungszahl 8 darstellen, so wären die Aphanes bereits tetraploid, die Eualchimillen oktoploid in ihrem Sporophyt. Aus einer einzigen Ursprungszahl alle die in einer Pflanzenfamilie vorkommenden Chromosomenzahlen abzuleiten, geht aber, wie schon der Vergleich von Rubus und Rosa lehren, nicht an, daher mögen auf Vergleiche gestützte Schlußfolgerungen solcher Art nur in eng gezogenem Verwandtschaftskreis berechtigt erscheinen.

Ein Fall, der in hohem Maße diese Bedingung erfüllt, ist der, den O. Rosenberg so eingehend und sorgfältig studierte in der Gattung Drosera. Dort führt Drosera rotundifolia 10, die nächst verwandte Drosera longifolia 20 Gemini in ihren Gonotokonten[3]). Die früheren Publikationen O. Rosenberg's ließen die Annahme zu, daß die Doppelzahl der Chromosomen bei der zweiten Art aus einer Querteilung jener der ersten Art hervorgegangen sei. Eine soeben erschienene Arbeit von O. Rosenberg zeigt aber, daß der Größenunterschied zwischen den Chromosomen von D. longifolia und D. rotundifolia

1) Vgl. Fig. 43, 44 Taf. IV der zitierten Arbeit.

2) Meine zuvor zitierte Arbeit, pag. 146 ff.

3) Cytologische und morphologische Studien an Drosera longifolia × rotundifolia. Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar 1909, Bd. XLIII, No. 15.

kaum merklich ist, so daß es ausgeschlossen erscheint, daß ein Drosera rotundifolia-Chromosom durch Querteilung zwei D. longifolia-Chromosomen hätte liefern können[1]). Der Vergleich der O. Rosenberg'schen Figuren (seiner Taf. 3) lehrt zudem, daß die Reduktionskerne in den Pollenmutterzellen der D. longifolia bedeutend größer als in jenen der D. rotundifolia sind, so wie es die Verdoppelung des Chromosamensatzes eben verlangt. Ich stehe somit nicht an, die D. longifolia für tetraploid in ihrem Sporophyt, für diploid in ihrem Gametophyt zu halten. Weiteres Beweismaterial hierfür soll weiterhin folgen.

Wohl die wichtigste, weil bis zu einem gewissen Maße kontrollierbare Stütze für die hier vertretene Auffassung gibt die in den Hugo de Vries'schen Kulturen[2]) aufgetretene Oenothera gigas ab, die sich ihrer Ursprungsart gegenüber durch eine doppelte Chromosomenzahl auszeichnet. Das stellte zuerst Miß A. Lutz[3]) fest, als sie die Wurzelspitzen von Keimpflanzen der O. Lamarckiana und O. gigas untersuchte. Ihre Angabe konnte Reginald Ruggles Gates, der 1905 die Hugo de Vries'schen Oenotheren cytologisch zu untersuchen begonnen hatte, alsbald bestätigen[4]). Die Zahl 14 für den Sporophyten von O. Lamarckiana hatte er zuvor schon gefunden; bei O. gigas konnte er nun auch die Zahl 28 konstatieren. Oenothera gigas ist in den Kulturen von Hugo de Vries dreimal aufgetreten. Das erste Mal im Jahre 1895 in den Kulturen der O. Lamarckiana, und zwar in einem einzigen Exemplar. Dann stellte sie sich 1898 ein, aus den Samen einer Pflanze von O. sublinearis, die ihrerseits unmittelbar aus der Lamarckiana-Familie hervorgegangen war, und endlich auch 1899 aus einer Kreuzung von O. lata mit O. hirtella. Die aus dem Jahre 1898 stammende Pflanze lieferte keine reifen Samen; die vom Jahre 1899 starb als Rosette, ohne einen Stengel zu treiben. Wie es um die Chromosomenzahl dieser beiden Pflanzen bestellt sein mochte, wird man somit nie erfahren[5]). Alle die cytologisch untersuchten O. gigas-Individuen stammen

---

1) Textfigur 13 pag. 26 der genannten Arbeit von O. Rosenberg, welche in *C* eine Kernplatte aus dem Sporophyt des Bastards D. longifolia × rotundifolia zeigt, in der die Chromosomen der beiden Eltern vertreten sind. Man kann sie nach ihrer Größe kaum unterscheiden. Um den Vergleich zu erleichtern, nahm ich dieses Bild als Fig. 12 in meine Tafel auf.

2) Die Mutationstheorie, 1901, Bd. I, pag. 225.

3) A Preliminary Note on the Chromosomes of Oenothera Lamarckiana and one of its Mutants, O. gigas. Science, N. S., 1907, Vol. XXVI, pag. 151.

4) The Chromosomes of Oenothera. Science, N. S., 1908, Vol. XXVII, pag. 193.

5) Ebensowenig ist die Chromosomenzahl festgestellt worden für die O. gigas, die einmal in D. T. Mac Dougal'schen und dreimal in A. R. Schouten'schen

von der 1895 in nur einem Individuum entstandenen neuen Art ab. Die Feststellung der doppelten Chromosomenzahl bei O. gigas, deren Tragweite Hugo de Vries gleich erkannte, veranlaßte ihn, in dem schon zitierten Aufsatz über Bastarde von Oenothera gigas, zu der Anmerkung[1]): „Es ist eine sehr wichtige Frage, ob die Verdoppelung bei dieser Mutation durch eine Längsspaltung oder durch Querteilungen erreicht worden ist. Im ersteren Fall würde die O. gigas zwei vollständige Sätze von je 14 Chromosomen führen und dürfte jeder einzelne Satz für die Vertretung aller erblichen Eigenschaften genügen. Es würde dieses auf eine ähnliche Erklärung auch für anderweitig beobachtete hohe Chromosomenzahlen hinweisen.“ Diesen Gedanken nahm R. R. Gates in seiner Arbeit: The Behavior of the Chromosomes in Oenothera lata × O. gigas auf[2]). Die O. gigas verfüge aller Wahrscheinlichkeit nach, meint er, über eine tetraploide Anzahl von Chromosomen, die durch Verdoppelung des Chromosomensatzes der O. Lamarckiana entstanden seien. Näher geht R. R. Gates auf dieses Problem in: „The Stature and Chromosomes of Oenothera gigas“, de Vries ein[3]), einem Aufsatz, der soeben in meine Hände gelangt. Er kommt zu dem Ergebnis, das ich auch für das wahrscheinlichste halte, daß die Doppelzahl der Chromosomen von Oenothera gigas ihren Ursprung hatte „in einer Teilung der Chromosomen, die nicht von Zellteilung begleitet war, bald nach der Befruchtung“[4]). Daß „germ cells“ mit unreduzierter Chromosomenzahl unter Umständen erzeugt werden, sei bekannt, doch wie gering, meint R. R. Gates, sei die Wahrscheinlichkeit, daß der Zufall gerade zwei solcher Zellen im Befruchtungsakt zusammengeführt hätte. Aus der Vereinigung einer 7chromosomigen germ cell mit einer 14chromosomigen wäre aber nur ein 21chromosomiges Produkt hervorgegangen. Da könnte man freilich, wie ich hinzufügen möchte, die Möglichkeit auch in Betracht ziehen, ob nicht an einer O. Lamarckiana-Pflanze eine Knospe entstanden sei, die auf dem Wege von Kernverschmelzung einen tetraploiden Vegetationspunkt erhalten hätte. Einem solchen Vegetationspunkt entstammende Blüten würden diploide Geschlechtsprodukte, männliche wie weibliche, führen.

Kulturen aufgetreten sein soll, hier uns also auch nicht weiter zn beschäftigen hat. Die Literatur vgl. in dem gleich zu zitierenden Aufsatze von R. R. Gates im Archiv für Zellforschung.

1) A. a. O. Anm. 2, pag. 756.
2) Botanical Gazette 1909, Vol. XLVIII, pag. 179.
3) Archiv für Zellforschung 1909, Bd. III.
4) A. a. O. pag. 544.

Doch für den Ursprung der Oenothera gigas erscheint eine solche Annahme ausgeschlossen, da Hugo de Vries, wie ich auch aus seinen persönlichen Mitteilungen weiß, niemals Knospenvariationen bei Oenotheren beobachtet hat, seine Erfahrungen in dieser Materie aber durchaus maßgebend sind. Da wir mit unseren Spekulationen von vorhandenen Beobachtungen auszugehen haben, dürfen wir somit die Knospenvariation als Erklärungsgrund für hohe Chromosomenzahlen hier zunächst nicht mit heranziehen. — Die Möglichkeit, daß vier haploide Kerne in der Embryosackanlage einer O. Lamarckiana verschmolzen seien, um einen tetraploiden „Pseudembryo" zu liefern, weist R. R. Gates mit Recht als recht unwahrscheinlich zurück[1]). Fehlt also auch der direkte Nachweis, daß es eine Verdoppelung der Chromosomenzahl in einzelligen Keimanlagen von Oenothera Lamarckiana gewesen sei, die bereits in sieben Fällen zur Bildung der O. gigas Veranlassung gab, so hat doch diese Annahme unter den vorauszusehenden Möglichkeiten mehr Aussicht, das Richtige getroffen zu haben als andere. Sicher ist, daß die O. gigas gleich bei der Keimung des Samens, aus dem sie hervorgeht, sich durch die Merkmale, die Hugo de Vries veranlaßten, sie „gigas" zu nennen, als solche zu erkennen gibt.

An dieser Stelle sei nun hervorgehoben, daß auch bei Otto Rosenberg, und zwar schon 1907 in einem Aufsatz über die Apogamie der Hieracien[2]), der Satz zu lesen ist, es könne wohl die Doppelzahl von Chromosomen, die apogame Arten im Vergleich zu normalgeschlechtlichen aufwiesen, die Folge einer Längsspaltung von Chromosomen ohne nachfolgende Kernteilung sein. Auf diese Möglichkeit ist O. Rosenberg auch in einem neuerdings veröffentlichten Aufsatz über Chromosomenzahlen bei Taraxacum und Rosa[3]) wieder eingegangen, um sie in Beziehung zur Apogamie zu bringen. Ich komme auf diese O. Rosenbergschen Arbeiten später zurück.

R. R. Gates knüpft[4]), wie Hugo de Vries, an die vermeintliche Tetraploidie der Oenothera gigas die Frage an, ob nicht unter anderen Pflanzen, die sich durch doppelte Chromosomenzahl von ihren Verwandten auszeichnen, auch solche von ähnlichem Ursprung wie O. gigas vertreten seien. Es sei, meint R. R. Gates, zudem von Interesse, daß

1) Ebenda.

2) Cytological Studies on the Apogamy in Hieracium. Botanisk Tidsskrift, København 1907, Bd. XXVIII, pag. 168.

3) Über die Chromosomenzahlen bei Taraxacum und Rosa. Svensk Botanisk Tidsskrift 1909, Bd. III, pag. 161.

4) A. a. O. pag. 546.

in manchen Fällen Spezies, die eine höhere Zahl von Chromosomen aufwiesen, Apogamie oder Aposporie zeigen. Es würde von Wert sein zu wissen, ob die Größenverhältnisse bei diesen Arten ebenso seien wie in dem Falle von gigas und Lamarckiana. R. R. Gates weist darauf hin, daß in den Gattungen Alchimilla, Antennaria und Hieracium die Chromosomenzahl in den apogamen Arten annähernd doppelt so groß ist als in denen, die normal befruchtet werden. Bei Marsilia wäre das freilich nicht der Fall. Bei den Polypodiaceen sei die gewohnte Zahl der Chromosomen im Sporophyt 64, in den apogamen Arten aber stets höher, wenn auch nicht immer doppelt so groß. Das von Yamanouchi untersuchte Nephrodium molle weise 128 oder 132 Chromosomen in seinem Sporophyt auf. Da nun von anderer Seite halb so viel Chromosomen für den Sporophyt vieler Polypodiaceen nachgewiesen worden sind, so könne es wohl sein, daß es sich bei Nephrodium molle um einen ähnlichen Fall wie bei Oenothera gigas handle. Aus solcher Annahme ließe es sich erklären, daß ein mit 64 oder 66 Chromosomen ausgestattetes Prothallium von Nephrodium molle apogam einem Sporophyten mit ebenso reduzierter Chromosomenzahl den Ursprung geben könne. Diese reduzierte Zahl würde ja noch immer eine diploide sein. Messungen der Zellgrößen müßten zur Klärung dieser Sache beitragen. Die häufige Vereinigung der Apogamie mit tetraploider Chromosomenzahl erweckt die Vorstellung irgendwelcher kausaler Beziehungen zwischen beiden. Es wäre nicht unmöglich, daß auch Oenothera gigas Zeichen von Apogamie ausbilde.

Der R. R. Gatessche Gedankengang berührt vielfach die Anschauungen, die ich in diesem Aufsatze entwickle. Daher habe ich R. R. Gates' Erörterungen in extenso wiedergegeben, damit ihm jegliche Priorität der Gedanken, die etwa in Betracht kommen könnte, gewahrt bleibe.

Oenothera gigas zeichnet sich also durch ihre Größe von allen anderen Mutanten der O. Lamarckiana aus. Das erstreckt sich auf alle Glieder ihres Körpers, beispielsweise auch auf die Antheren, die annähernd doppelt so lang wie sonst sind. Die an Kernen und Zellen der O. gigas von R. R. Gates vorgenommenen Messungen[1]) haben für diese eine entsprechende Zunahme des Volumens ergeben. Das Verhältnis schwankte je nach den verglichenen Geweben. Das Volumen der Pollenmutterzellkerne im Synapsisstadium stellte sich auf 2 : 1.

Den Schwerpunkt meiner Vergleiche der cytologischen Größenverhältnisse in Fällen, die mir auf eine Vervielfältigung der Chromosomensätze hinzuweisen schienen, habe ich in die Pollenmutterzellen

1) A. a. O. pag. 529.

gleicher Entwicklungszustände verlegt. Weiter habe ich gleichalterige Samenanlagen junger Entwicklungsstadien berücksichtigt, stets solche, die ihre Zellen mit Protoplasma noch völlig ausgefüllt zeigten. Denn sichere Vergleichungspunkte sind nicht mehr denjenigen pflanzlichen Zellen abzugewinnen, die ihren Saftraum auszubilden begonnen haben. Daraus erklären sich die Unterschiede in den Größenverhältnissen, die R. R. Gates beim Vergleich verschiedener fertiger Gewebe seiner beiden Oenotheren erhielt[1]). Doch selbst bei der Gegenüberstellung embryonaler Gewebe, etwa der von jungen Samenanlagen, gilt es, sich an solche zu halten, die einander morphologisch entsprechen und beispielsweise zu berücksichtigen, daß die Ausbildung des Archespors mit einer Größenzunahme der Kerne und Zellen verbunden ist. Diese Größenzunahme kann, nach der mich beherrschenden Auffassung, keinesfalls durch eine Zahlenänderung der Erbeinheiten bedingt sein, vielmehr auf Mehrung der tingierbaren Substanzen im Kern beruhen. Auch diese kommt in der Volumenzunahme der Kernmasse und des Zelleibes korrelativ zur Geltung. Vorhandene Größenunterschiede embryonaler Kerne und Zellen innerhalb der nämlichen Generation eines mit Generationswechsel begabten Organismus können nicht durch Änderung der Chromosomenzahl bedingt sein, sondern durch die wechselnde Menge eben jener färbbaren Substanz, welche den Kernen, je nach der Entwicklungsaufgabe, in die sie eintreten sollen, zugeteilt wird. Man hat solche mit den üblichen Kernfärbungsmitteln sich besonders stark tingierende Substanzen als „Chromatin“ vielfach zusammengefaßt. Je nachdem solche Substanzen in größerer oder geringerer Menge in die Chromosomen während der Karyokinese eintreten, beeinflussen sie auch deren Größe. Bei rascher Zerlegung inhaltsreicher Eier, Sporen, Antheridien in kleinere Protoplasten, wird dieses „Chromatin“ auf die einander folgenden Zellgenerationen verteilt, ohne entsprechende Vermehrung zu erfahren, so daß seine Menge zu der abnehmenden Kern- und Zellgröße in einem bestimmten Verhältnis steht. Das führt zu jenem quantitativen Massenverhältnis von Kern und Zelle, das R. Hertwig[2]) als Kernplasmarelation bezeichnete. — Ähnliche tingierbare Substanzen wie jene, die zur Zeit der Karyokinese in die Chromosomen eintreten,

1) A. a. O. pag. 533.

2) Über Korrelation von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biolog. Zentralbl. 1903, Bd. XXIII, pag. 56. — Wegen der sonstigen an diese Probleme anknüpfenden, umfangreichen Literatur verweise ich auf das eben erschienene Buch von Emil Godlewski jun.: Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet, 1909, pag. 142 ff., 240 ff.

zur Zeit der Kernruhe sich in den Nukleolen sammeln, sind es auch, welche die extranuklearen „Chromidialapparate“ bilden, die in Gestalt von Fäden und Strängen, besonders von tierischen Histologen im Cytoplasma nicht nur von Protozoen, sondern auch von Metazoen beschrieben wurden[1]) und zur Annahme eines Dualismus der Kernsubstanz Veranlassung gaben. Einige Forscher wollen solchen Chromidialapparaten auch die Befähigung zur Übertragung elterlicher Merkmale auf die Nachkommen zusprechen[2]). Dazu wäre unserer Ansicht nach erforderlich, daß diese Apparate, wie die Chromosomen, Erbeinheiten einschlössen, eine Hypothese, für welche jede Stütze fehlt. Eine solche Annahme scheint mir geradezu im Widerspruch zu stehen mit der groben Art und Weise, in der sich der cytoplasmatische Zellkörper teilt. Würde er Erbeinheiten verschiedener Qualität enthalten, so müßte seine Teilung an ähnlich subtile Sonderungen wie die Kernteilung geknüpft sein. Was mich zwingt, die eigentliche Erbmasse auch in den Kernen stets als sehr gering anzunehmen, habe ich in meinem neulich veröffentlichten Aufsatz über sexuelle und apogame Fortpflanzung der Urticaceen entwickelt[3]), im Anblick eines Bildes, das mir den Augenblick der Befruchtung bei Urtica dioica vorführte. Nach solcher Einschränkung kann ich hier dann mit der Angabe fortfahren, daß der Größenunterschied der Zellen und Kerne gleichalteriger Samenanlagen von Wikstroemia canescens und W. indica und von Alchimilla arvensis und A. speciosa ein so auffälliger ist, daß er schon bei schwacher Vergrößerung in die Augen fällt[4]). Und lehrreich ist es vielleicht weiter, einen Blick auf die beiden Figuren 1 und 2, Tafel VI dieser Arbeit zu werfen, welche zeigen, wie wesentlich auch die Größenunterschiede der fertigen Samenanlagen, bzw. selbst der Fruchtknoten von Wikstroemia indica und Wikstroemia canescens sind.

1) Ich beschränke mich hier darauf, die eine Arbeit von Richard Goldschmidt zu zitieren: Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebezellen (Histologische Untersuchungen an Nematoden II). Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. und Ontog. 1904, Bd. XXI, pag. 49 ff.

2) F. Meves, Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen, Cytologische Studien am Hühnerembryo. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw.-Gesch. 1908, Bd. LXXII, pag. 816.

3) Jahrb. f. wiss. Bot. 1910, Bd. XLVII, pag. 259.

4) Für Alchimillen wolle man inzwischen hierfür die Abbildungen bei Sv. Murbeck, Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung Alchimilla, Lund's Univ. Årsskr. 1901, Bd. XXXVI, Nr. 7, vergleichen. Man wird finden, daß die bei 500facher Vergrößerung dargestellten jungen Samenanlagen der Alchimilla arvensis (Fig. 62—65, Taf. VI) nicht größere Zellen und Kerne in der Abbildung zeigen, als die Figuren entsprechendalteriger Samenanlagen apogamer Alchimillen, die aber nur 200mal vergrößert sind, auf Taf. I.

Für die Annahme, daß bei Drosera longifolia und bei Oenothera gigas ein doppelter Chromosomensatz vorliegt, fällt meiner Ansicht nach das Verhalten der Bastarde Drosera longifolia × rotundifolia und Oenothera lata × gigas sehr ins Gewicht.

Die Drosera longifolia verfügt, wie ich das zuvor wahrscheinlich zu machen suchte, über zwei Sätze von Chromosomen. In ihren mit 10 Gemini ausgestatteten Gonotokonten wäre demgemäß jede Chromosomenart zweimal vertreten. Diesem doppelten Chromosomensatz steht der einfache der D. rotundifolia gegenüber, wenn beide Pflanzen sich geschlechtlich vereinigen. Die somatischen Kerne des Bastards Drosera longifolia × rotundifolia werden dadurch triploid.

An einer größeren Anzahl von Pflanzen habe ich bereits zu zeigen vermocht, daß die diploiden Kerne des Sporophyts während der Karyokinese ihre homologen Chromosomen zu Paaren anordnen. Besonders lehrreich ist diese Anordnung in Kernen mit verschieden großen Chromosomen, in denen in solchem Falle die Paare von gleich großen Chromosomen gebildet werden, ein Beweis dafür, daß es wirklich die gleichwertigen Chromosomen sind, die sich so vereinigen. Ihr Verhalten wird in den Polansichten von Kernplatten so auffällig, daß es jedem ohne weiteres vordemonstriert werden kann. Ich hielt ein solches Bild daher auch für geeignet, als Textfigur in die letzte Auflage unseres Lehrbuchs der Botanik für Hochschulen aufgenommen zu werden[1]).

Die paarige Anordnung der Chromosomen trat mir auch deutlich in den Kernen der Wurzelspitzen von Pisum sativum, ungeachtet sie mit annähernd gleich großen Chromosomen ausgestattet sind, entgegen. Ich gehe auf diesen Fall hier ein, weil ich ihm noch andere Belehrung verdanke. In Wurzelspitzen dieser Pflanzen nämlich, die ich nach dem B. Němec'schen Verfahren[2]), durch Chloralisierung, zu Kernverschmelzungen veranlaßte, wiesen die Verschmelzungsprodukte bei der Teilung auch nur Chromosomenanordnungen zu Paaren auf. Ein aus der Verschmelzung von zwei Kernen hervorgegangener, künstlich tetraploid gemachter Kern, zeigte somit nicht Gruppierungen von Chromosomen zu vier in seiner Kernplatte, sondern nur zu zwei, als wenn er

---

1) 1910, pag. 82, Fig. 101. Ein sehr prägnanter Fall dieser Art ist neuerdings von Clemens Müller in den Jahrb. f. wiss. Bot. 1909, Bd. XLVII, pag. 99: Über karyokinetische Bilder in den Wurzelspitzen von Yucca, behandelt worden. Dort auch die sonstige Literatur.

2) Über die Einwirkung des Chloralhydrats auf die Kern- und Zellteilung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1904, Bd. XXXIX, pag. 668.

weiter diploid wäre[1]). Daraus mußte geschlossen werden, daß jene Affinitäten, welche die homologen Chromosomen zusammenführen, mit der Annäherung zweier solcher Gebilde gesättigt sind. Die Homologie muß es sein, die über diese paarweise Gruppierung der Chromosomen entscheidet, nicht etwa ihr Ursprung. Denn nur die Homologie erklärt es, daß in Kernen mit verschieden großen Chromosomen die gleich großen, die durch diese übereinstimmende Größe ihre Gleichwertigkeit verraten, zu einander halten. Würde es dabei auf eine Art geschlechtlichen Gegensatzes, auf den Ursprung von Vater und Mutter, oder wie es bei den meist hermaphroditen Pflanzen nur heißen könnte, vom Spermakern und Eikern, ankommen, so müßte dieser auch verschieden große Chromosomen, wo solche gegeben sind, zusammenführen können. Doch läßt sich die Frage aufwerfen, ob nicht beide Momente bei dieser Paarenbildung gemeinschaftlich wirken. Daß nur der erste Einfluß im Spiele ist, scheint für mich daraus zu folgen, daß auch die Sporophytkerne der Apogamen mir paarweise Gruppierungen ihrer Chromosomen zeigten, und zwar auch solcher Apogamen, wie Wikstroemia indica, bei denen man für geschlechtliche Gegensätze auf weit entlegene Vorfahren zurückgreifen müßte. Trotz so langen Geschlechtsverlustes bildet aber diese Wikstroemia auch in ihren Pollenmutterzellen regelrecht die Gemini aus.

Soweit es sich, was als das Normale gelten muß, in den Sporophytkernen nur um Diploidie handelt, also um jenen Zustand, der bei Ausbildung des Geschlechts aus jeder Befruchtung unmittelbar hervorgehen mußte, wird jedes Chromosomenpaar im Sporophyt, jeder Geminus in den Gonotokonten, tatsächlich aus einem väterlichen und einem mütterlichen, bzw. einem vom Spermakern und einem vom Eikern stammenden Chromosom zusammengesetzt sein. Für Tetraploidie oder anderweitige Polyploidie liegt aber, falls nur Homologie die Chromosomen zu Paaren vereinigt, die Sache anders. Vergegenwärtigen wir uns das für ein tetraploides Gewächs, das sich noch normalgeschlechtlich fortpflanzt. Je vier homologe Chromosomen sind in den Kernen des Sporophyts vertreten, von denen zwei der Spermakern, zwei der Eikern lieferte. Wir wollen die beiden vom Spermakern stammenden Chromosomen mit a und a^1, die vom Eikern stammenden mit b und b^1 bezeichnen. Da wären die homologen Paare möglich: a b, a^1 b^1, oder a b^1, a^1 b, in welchen zugleich der Gegensatz des Ursprungs zur Geltung käme, doch auch

1) Über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage. Ebenda, Bd. XLIV (1907), pag. 494. Taf. V, Fig. 17, 18.

die Kombinationen aa^1 und bb^1, wo die vereinigten Chromosomen gleiche Abstammung besässen.

Doch eine besonders beweiskräftige Stütze für die Annahme, daß die Geschlechtsprodukte der Drosera longifolia diploid seien und daß sie somit triploide Nachkommen bei der Vereinigung mit den haploiden Geschlechtsprodukten der D. rotundifolia erzeugen müssen, war von einem Vergleich der Chromosomenanordnungen in den Kernen dieser Nachkommen mit jenen in den sicher triploiden — da aus der Verschmelzung von drei haploiden Kernen hervorgegangenen — Endospermkernen der Angiospermen zu erhoffen. Das geeignete Objekt für diesen Vergleich zu finden und die technischen Schwierigkeiten zu überwinden, die sich der Gewinnung hinreichend zahlreicher Polansichten von Kernplatten entgegenstellten, war nicht eben leicht. Daher ich mich zunächst auf Angaben über Galtonia candicans beschränke, die sich, im Hinblick auf ihre verschieden großen Chromosomen, von vornherein für die Untersuchung empfahl und die schließlich auch die für eine Entscheidung der gestellten Frage erwünschten Bilder lieferte. Bei noch reichlicherem Material hätte ich freilich wohl noch prägnantere Figuren als die hier beigefügten gewinnen können. Galtonia candicans verfügt in ihren haploiden Kernen über 6 lange und 2 kurze Chromosomen[1]). Der aus der Verschmelzung von zwei haploiden Polkernen und einem haploiden Spermakern hervorgegangene Endospermkern muß daher, und ebenso auch seine Teilungsprodukte, 18 lange und 6 kurze Chromosomen aufweisen. Können homologe Chromosomen in keine höheren Zahlenverbände als die Paarenbildung eintreten, so dürfen uns nur Paare, nicht aber Drillinge in den Polansichten der Kernplatten entgegentreten. Wir hätten demgemäß 6 Paar langer, 2 Paar kurzer, außerdem 6 isolierte lange und 2 isolierte kurze Chromosomen zu erwarten. Die beiden Figuren 10 und 11, Taf. VI, die ich hier veröffentliche, scheinen mir in recht befriedigender Weise dieser Anforderung zu genügen.

Wende ich mich nun der Polansicht zu, die O. Rosenberg von einem Sporophytkern des Bastards Drosera longifolia × rotundifolia in seiner letzten diesbezüglichen Arbeit entworfen hat[2]), so scheint mir diese auch zum Teil Chromosomenpaare, zum Teil isolierte Chromo-

1) Vgl. hierzu Kiichi Miyake in: Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1905. Bd. XLII, pag. 103 und die Figuren auf Taf. III. — Zu vergleichen wäre weiter das diploide Bild in unserem Lehrbuch der Botanik für Hochschulen, X. Aufl., pag. 82.

2) Textfigur 13 *C* auf pag. 26.

somen darzubieten. Ich habe dieses O. Rosenberg'sche Bild als Fig. 12 in meine Tafel aufgenommen, um den Vergleich mit den beiden dem cytoplasmatischen Wandbelag des Embryosacks der Galtonia candicans entnommenen Kernplatten zu erleichtern. Man beachte, daß dieses Bild nicht dazu dienen sollte, die hier behandelten Verhältnisse zu beleuchten. Bei O. Rosenberg findet sich zudem die Angabe[1]), daß ihm in den Kernen des Bastards eine paarige Anordnung der Prochromosomen hier und da aufgefallen sei. In Archesporkernen habe er ganz deutlich das Vorhandensein von 9 oder 10 paarigen Prochromosomen beobachten können, während ebensoviele isoliert lagen. Entsprechend dem Verhalten, das sie in den Kernen des Sporophyts zeigen, sieht man die Chromosomen in den Gonotokonten des Bastards 10 Gemini bilden, während 10 Chromosomen ohne Partner bleiben. Bei der Reduktionsteilung[2]) erhalten die Tochterkerne als sicheren Beitrag die Hälfte der zu Gemini vereinigten Chromosomen, also je 10 von ihnen, während die Verteilung der ungepaarten 10 Chromosomen auf die beiden Tochterkerne Schwankungen unterworfen ist. Nach dem Ergebnis, zu dem mich meine vorausgehenden Betrachtungen über die Paarung der Chromosomen geführt haben, der Annahme somit, daß die Homologie und nicht der Ursprung über diese Paarung entscheidet, kann ich es nicht für ausgemacht halten, daß in der Reduktionskernplatte der Gonotokonten von Drosera longifolia × rotundifolia jeder Geminus aus einem Chromosom von D. longifolia und einem von D. rotundifolia bestehe. Es wäre vielmehr wohl denkbar, daß die vollkommenere Homologie der je in Zweizahl vorhandenen homologen Chromosomen von D. longifolia ihre Vereinigung zu je einem Geminus begünstige, daß die Chromosomen der D. rotundifolia hingegen ungepaart bleiben, daß somit die Tochterkerne der Gonotokonten einen vollen haploiden Satz der Chromosomen von D. longifolia erhalten, aber nur unvollkommene Sätze der D. rotundifolia. Doch erscheint die Möglichkeit der Annahme auch nicht ausgeschlossen, daß ein wechselnder Teil der Gemini D. longifolia × rotundifolia, ein anderer D. longifolia darstellen. Die Nachkommen des Bastards könnten darüber Aufschluß geben, und ihr Studium wäre daher nicht wenig interessant. Doch solche Nachkommen zu erhalten gelang bis jetzt nicht[3]), was sich daraus erklärt, daß der Pollen im allgemeinen steril ist. Rückkreuzungen des Bastards mit D. longifolia hatten insofern doch Erfolg, als in einigen

1) Ebenda, pag. 25, 26.

2) Ich will auch hier nur auf die letzte ausführliche Arbeit von O. Rosenberg, pag. 27 ff., verweisen.

3) O. Rosenberg a. a. O., pag. 45.

wenigen Fällen Embryobildung eintrat. Allein, es stellten sich auch dann alsbald Störungen ein, welche den Tod des Embryos herbeiführten. Den Versuchen, die O. Rosenberg fortsetzt, wäre Erfolg zu wünschen.

Ganz entsprechende Verhältnisse wie Drosera longifolia × rotundifolia, bietet allem Anschein nach der Bastard Oenothera lata × gigas dar, in dessen Zusammensetzung O. lata mit 14 und O. gigas mit 28 Chromosomen eingeht. Reginald Ruggles Gates, der Individuen dieses Bastards untersuchte [1]), die Samen entstammten, welche Hugo de Vries geliefert hatte, fand in den Kernen des Sporophyts 21, bzw. bei einem Individuum 20 Chromosomen. Das ist die Zahl, die sich aus den 7 + 14 Chromosomen der Sexualzellen von O. lata und O. gigas ergibt. Mit der Gruppierung der Chromosomen in diesen Sporophyten beschäftigt sich R. R. Gates nicht eingehender, nur in seiner Figurenerklärung bemerkt er zu den beiden Polansichten von Kernplatten, die er den mittleren Zellschichten einer Antherenwandung entnommen hatte, daß sie eine Anordnung der Chromosomen zu Paaren verraten [2]). Tatsächlich sind es sowohl Paare wie auch isolierte Chromosomen, welche die beiden Figuren [3]) zeigen. Das scheint sich mir zum mindesten aus ihrer Betrachtung zu ergeben. Damit jeder sofort selber prüfen könne, ob er denselben Eindruck empfängt, habe ich mir erlaubt, die eine der genannten beiden Figuren [4]) der R. R. Gates'schen Arbeit zu entlehnen und sie als Fig. 13 in meine Tafel mit aufzunehmen.

— Die Bildung der Gemini vollzieht sich in den Pollenmutterzellen des Bastards Oenothera lata × gigas, wie aus R. R. Gates' Schilderung hervorgeht, nicht ohne Störungen [5]); das schließliche Ergebnis der Reduktionsteilung ist aber doch, daß die Tochterkerne meist je eine Hälfte der vorhandenen Chromosomen erhalten. R. R. Gates faßt dieses Ergebnis so zusammen [6]): Bei Individuen mit 21 Chromosomen bekommt die eine Hälfte der „germ cells" 10, die andere 11 Chromosomen. Bei Individuen mit 20 Chromosomen treten 10 in jede germ cell ein. Gelegentlich geht ein Chromosom zu dem verkehrten Spindelpol, so daß bei Pflanzen mit 21 Chromosomen einige wenige germ cells gefunden werden, die 9 oder 12, und bei Pflanzen mit 20 Chromo-

---

1) The Behavior of Chromosomes in Oenothera lata × gigas. Bot. Gazette 1909, Bd. XLVIII, pag. 179.

2) A. a. O. pag. 183 u. 198.

3) Fig. 9 und 10, Taf. XII.

4) Die Fig. 10, Taf. XII von R. R. Gates.

5) A. a. O. pag. 183.

6) A. a. O. pag. 195.

somen solche, die 9 oder 11 Chromosomen besitzen. — In den Reduktionskernplatten der Oenothera lata × gigas sind 7 Gemini und 7 Einzelchromosomen zu erwarten, sofern nicht irgendwelche Störungen im Paarungsvorgang das Ergebnis trübten. R. R. Gates hat fast ausschließlich Telophasen der Reduktionsteilung in seinen bisher nur auf Pollenmutterzellen sich beziehenden Teilungsbildern zur Anschauung gebracht. Aus der einzigen Reduktionsspindel, die er in Seitenansicht darstellt[1]) und in der er 20—21 Chromosomen zählt, lassen sich aber, ohne merklichen Zwang, die theoretisch geforderten 7 einfachen Chromosomen und 7 Gemini — denn nur zu einem der letzteren fehlt in der Figur der Paarling — hineinkonstruieren. Ob dem so sei, wolle man auch an der Figur selbst, die ich R. R. Gates entlehne und als Fig. 14 meiner Tafel einfüge[2]), prüfen. Mehr Bilder des gleichen Entwicklungszustandes würden freilich zu einer wirklichen Klärung der Sachlage notwendig sein. Die Teilung einer Reduktionsplatte von dem angenommenen Bau müßte die beiden Tochterkerne mit je einem der zu Gemini vereinigten Chromosomen versorgen, ihnen zudem eine nicht im voraus näher bestimmbare Anzahl der isolierten Chromosomen liefern.

Das gäbe für jeden Tochterkern einen vollen Satz von sieben Chromosomen und außerdem als Zulage noch eine Anzahl Chromosomen, die einem Teile der Chromosomen des vollen Satzes homolog wären. Entscheidet nicht die Abstammung vom Spermakern und Eikern, sondern die Homologie der Chromosomen über ihre Vereinigung zu Gemini, und kommt die durch diese Homologie verursachte Anziehung zwischen den gleichwertigen Chromosomen der beiden Sätze der Oenothera gigas stärker zur Geltung, so könnte es letztere sein, die sich zu den sieben Gemini der Reduktionskernplatte in den Gonotokonten des Bastardes Oenothera lata × gigas vereinigen. Dann würden die beiden aus der Reduktionsteilung hervorgegangenen Tochterkerne über die vollen Erbeinheiten der O. gigas und über annähernd je eine Hälfte der Erbeinheiten der O. lata verfügen. Doch es muß auch die Möglichkeit ins Auge gefaßt werden, daß sich die homologen Chromosomen der O. lata und gigas stärker in den Gonotokonten der O. lata × gigas anziehen als die homologen Chromosomen der gigas untereinander. Dann gäbe die Trennung der Gemini einen Satz von Chromosomen für beide Tochterkerne ab, der zum Teil aus O. lata-, zum

1) A. a. O. Taf. XIII, Fig. 1.

2) Ich habe nur die Kernspindel in meine Tafel aufgenommen, den Umriß der Pollenmutterzelle weggelassen.

Teil aus O. gigas-Chromosomen bestünde. Der verbleibende volle Satz isolierter O. gigas-Chromosomen käme als Zulage auf die beiden Kerne zur Verteilung. Endlich bliebe noch zu erwägen, ob unter den Gemini nicht die beiden Kombinationen, sowohl O. lata mit O. gigas, als auch O. gigas mit O. gigas vertreten sein könnten, was einen vollen Satz gemischter Chromosomen und zudem einen wechselnden Teil des ungepaarten, ebenfalls aus O. lata- und O. gigas-Chromosomen bestehenden Satzes den Tochterkernen zuführen würde. Alle die erwogenen Möglichkeiten hätten eine Mischung der Merkmale beider Eltern zur Folge. Im einzelnen müßten also vielleicht doch die Nachkommen dieses Bastards solche individuelle Unterschiede zeigen, aus welchen man auf die größere oder geringere Wahrscheinlichkeit der einzelnen hier theoretisch aufgestellten Chromosomenkombinationen zurückschließen könnte. Hugo de Vries gibt über die Bastarde von Oenothera gigas an[1]): daß O. gigas × Lamarckiana eine konstante, zwischen den beiden Eltern die Mitte haltende Rasse bildet; daß O. gigas × O. Lamarckiana, O. Lamarckiana × O. gigas, O. gigas × brevistilis, O. gigas × rubrinervis und O. rubrinervis × O. gigas äußerlich einander gleich sind; daß die Kreuzung O. lata × gigas zur Hälfte Individuen gibt, welche die Merkmale beider Eltern in sich vereinigen und zur anderen Hälfte solche, welche den Bastarden zwischen O. Lamarckiana und O. gigas gleich sind[2]). Nachkommen fertiler Bastarde aus solchen mit haploider und diploider Chromosomenzahl in den Geschlechtsprodukten ausgestatteten Pflanzen, die durch eine größere Zahl von Merkmalen als diese Oenotheren sich voneinander unterscheiden, würden für eine Beantwortung der hier aufgeworfenen Fragen mehr Anknüpfungspunkte gewähren.

Aus dem Umstande, daß in direkt kontrollierbaren Fällen, in welchen die Zahl der homologen Chromosomen innerhalb der Kerne mehr als zwei beträgt, so in den künstlich tetraploid gemachten Wurzelspitzen von Pisum, so in den triploiden Endospermkernen der Angiospermen, die homologen Chromosomen nur Paare bilden, geht hervor, daß diese Gruppierungen uns über die Zahl der Vervielfältigungen, welche der Chromosomensatz einer gegebenen chromosomenreichen Pflanze etwa erfahren hat, nicht auf-

1) Vgl. die Zusammenfassung der Ergebnisse in den Berichten d. Deutschen bot. Ges. 1908, Bd. XXVI a, pag. 761.

2) Auf die Ergebnisse, zu denen Miß Anne M. Lutz, Notes on the first generation hybrid of Oenothera lata × gigas, Science N. S. 1909, Vol. XXIX, pag. 263 ff., bei der Untersuchung von 40 Nachkommen von O. lata × gigas gelangte, kann ich hier nur hinweisen. Diese Ergebnisse verlangen zu ihrer Deutung Hilfshypothesen, die verfrüht erscheinen müßten.

zuklären vermögen. Hingegen könnte uns eine paarige Gruppierung von Chromosomen in einem Gametophyt, den wir Grund haben, für nicht haploid zu halten, in sehr willkommener Weise über dessen Diploidie Aufschluß erteilen. Hierauf würde an geeigneten Objekten weiterhin zu achten sein.

Daß Unterschiede in der Größe der Kerne, bzw. auch der embryonalen Zellkörper, zwischen nahe verwandten Pflanzen, die verschieden viel Chromosomen führen, die Annahme nahe legen, es hätten Längsspaltungen von Chromosomen in die Phylogenie dieser Pflanzen eingegriffen, haben wir theoretisch zu begründen gesucht. Durch den Nachweis, daß eine Verdoppelung des Chromosomensatzes sich bei Entstehung der Oenothera gigas unter dauernder Aufsicht des Versuchsanstellers vollzogen hat, ist diese ganze Vorstellung aus dem Gebiete der Theorie auf den Boden der Tatsachen versetzt worden. Und so darf denn der Fall von Oenothera gigas auch dazu dienen, ähnliche nicht direkt kontrollierbare Erscheinungen auf diesem Gebiete zu beleuchten.

Auch das Verhalten der „Pfropfbastarde“ kann von diesem Standpunkt aus eine weitere Klärung erwarten, zum mindesten die Frage, ob sie vegetativen Kernverschmelzungen ihre Entstehung verdanken. Da tetraploid gewordene Pflanzen ihre verdoppelten Chromosomensätze festhalten, so wären solche auch bei Pfropfbastarden zu erwarten. Ich habe sie aber weder bei Laburnum Adami noch bei den Bizzarrien vorgefunden, als ich diese Pflanzen mit den Ursprungsarten Laburnum vulgare und Cytisus purpureus, mit Pomeranzen und Cedraten verglich. Weder eine vermehrte Chromosomenzahl, noch bedeutenderer Kernumfang, noch Zunahme der Größe einander entsprechender embryonaler Protoplasten trat mir bei diesen vermeintlichen Pfropfbastarden entgegen[1]). Bei Pflanzen, die im Laufe ihrer phylogenetischen Entwicklung eine Verdoppelung oder sonstige Vervielfältigung ihres Chromosomensatzes erfahren haben, setzten Reduktionsteilungen in der vegetativen Sphäre ebensowenig ein, um diesen Vorgang zu korrigieren, wie das in den Zellen von Erbsenwurzeln geschieht, die künstlich durch Chloralisierung tetraploid gemacht werden[2]). Ein endlicher Schwund einzelner Chromosomen, der bei der Polyploidie einer Wikstroemia indica begreiflich erscheint und den wir dort glaubten annehmen zu müssen, vollzieht sich allem An-

1) Vgl. die Figuren der Taf. VII in meiner Arbeit über die Individualität der Chromosomen und die Pfropfhybriden-Frage. Jahrb. für wissensch. Bot. 1907, Bd, XLIV, pag. 517 ff.

2) Ebenda, pag. 482.

schein nach erst im Laufe der Zeiten, führt zudem nicht bis zu einer Herabsetzung der Chromosomenzahl auf ihren ursprünglichen Wert, wie das bei Laburnum Adami und der Bizzarria hätte geschehen müssen, um die tatsächlich beobachteten Verhältnisse herbeizuführen. Die erstaunlichen Chimären, die Hans Winkler erzogen hat[1]), lassen bereits die Deutung zu, daß es sich bei den sogenannten Pfropfbastarden um Chimären eines besonders hohen Grades, um „Hyperchimären" handelt[2]). Dafür spricht, meiner Auffassung nach, auch die Fortpflanzung dieser Hyperchimären, die nicht hybride, vielmehr reine Nachkommen der Arten liefern, deren Gewebe in der Hyperchimäre zu so inniger Vereinigung gelangten.

Sowohl bei Pflanzen mit dem gewohnten, als auch bei solchen mit einem vervielfältigten Chromosomensatz macht die Ausschaltung der Reduktionsteilung das Ei befruchtungsunfähig. Also nur diese Art der unvermittelten Chromosomenverdoppelung, durch welche die Chromosomenzahl im Ei derjenigen im Sporophyt gleich gemacht wird, hat eine solche Folge. Tatsächlich soll auch die Ausschaltung der Reduktionsteilung hier dieses Ergebnis zeitigen und die Befruchtung überflüssig machen. Die Folge ist, daß über den Eiern dann Verschlüsse sich ausbilden, die den Zutritt von Spermatozoen, wie bei Marsilia, oder von Pollenschläuchen, wie bei Wikstroemia indica, Elatostema-Arten und dergleichen, auch wenn solche vorhanden wären, ausschließen.

Anders augenscheinlich, wenn im Verlauf der phylogenetischen Entwicklung eine Vervielfältigung der Chromosomensätze sich vollzieht, die den ganzen Organismus trifft und daher die gleiche Zunahme der Chromosomen in Sperma- und Eikernen veranlaßt. Dann können trotz dieser Vermehrung die geschlechtlichen Funktionen fortdauern. Sie können es, wie wir das an dem Beispiel der tetraploid gewordenen Drosera longifolia und Oenothera gigas sehen. Ja, selbst die Alchimilla pentaphylla ist normalgeschlechtlich geblieben, trotzdem wir sie im Verdacht haben, sogar oktoploid zu sein.

Ist es aber auch möglich, daß unter der phylogenetischen Verdoppelung, ja selbst Vervierfachung des Chromosomensatzes die Sexualität einer höher organisierten Pflanze nicht leide, so muß dieses Verhalten doch als Ausnahme gelten. Die Schilderung, welche Reginald Ruggles

1) Vgl. vornehmlich dessen Aufsätze in Bd. I und II der Zeitschrift für Botanik, 1909 und 1910.

2) Vgl. meinen Aufsatz: Meine Stellungnahme zur Frage der Pfropfbastarde in den Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch. 1909, pag. 511.

Gates in seiner letzten Publikation [1]) von der Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen der tetraploiden Oenothera gigas entwirft, macht den Eindruck, als wenn auch diese schon nicht ganz regelrecht verliefe. Statt eine gut abgegrenzte Kernplatte zu bilden, sollen die Chromosomen lose durch den mittleren Teil der Spindel zerstreut sein und nicht hinlänglich deutlich zu erkennen geben, wie sie zusammengehören. Gilt ein solches Verhältnis für sämtliche Reduktionsspindeln dieser Pflanze, so könnte es in der Tat nachteilige Folgen für sie haben. Möglicherweise wäre dann auch die ähnlich zerstreute Verteilung der Chromosomen in der Reduktionsspindel der Pollenmutterzellen von Oenothera lata und gigas, zum mindesten in dem einen von R. R. Gates veröffentlichten Bilde, dadurch veranlaßt [2]). Reduktionsspindeln aus Embryosackmutterzellen sowohl von Oenothera gigas, als auch vom Bastard O. gigas $\times$ lata wären zum Vergleich bald erwünscht.

Für gewöhnlich dürften die Pflanzen mit tetraploidem, vor allem aber die mit noch höherem Chromosomensatz geschlechtlich gelitten haben. Anstelle der gestörten Reduktionsteilung setzte, und zwar im allgemeinen nur in dem weiblichen Apparat, die apogame Weiterentwicklung ein. Anstelle der Reduktionsteilung trat eine somatische Kernteilung, die den im Soma des Sporophyts herrschenden Chromosomensatz festhielt und seine Ergänzung durch die Befruchtung überflüssig machte. Da diese somatische Kernteilung in der Samenanlage eine Längsspaltung aller vorhandenen Chromosomen bewirkte, so überlieferte sie von jedem Chromosom, das sich sonst mit einem anderen bei der Reduktionsteilung gepaart hätte, je einen Vertreter weiter auf die Nachkommen; daher fehlt es diesen zur Bildung der Gemini im Reduktionskern der Pollenmutterzellen nicht an den nötigen Partnern. So kommt es, daß selbst bei Wikstroemia indica derartig regelrecht ausgestattete Reduktionskernplatten, wie ich sie in den Figuren 6 und 8, Tafel VI dargestellt habe, zur Ausbildung gelangen können. Im besonderen imponiert in dieser Beziehung die in der Fig. 8 vorgeführte Seitenansicht. Werden die Pollenkörner, die aus so gut angelegter und sich auch regelrecht teilender Reduktionskernplatte hervorgehen, dennoch schlecht, so muß das anderweitige Ursachen haben, für deren Erörterung ich auf G. Tischler's „Zellstudien an sterilen Bastardpflanzen“ [3]) verweise.

1) The Stature and Chromosomes of Oenothera gigas de Vries. Arch. für Zellforschung 1909, Bd. III, pag. 526.

2) Das schon zitierte Bild Fig. 11 auf Taf. XIII der Botan. Gazette von 1909, Bd. XLVIII.

3) Arch. für Zellforschung 1908, Bd. I, pag. 111 ff.

Tatsächlich begleitet Chromosomenreichtum die allermeisten der bisher konstatierten Fälle von Ooapogamie, so daß es von Anfang an nahe lag, einen Zusammenhang zwischen beiden Erscheinungen anzunehmen[1]). Nicht nur die in diesem Aufsatz bereits erörterten Fälle der Wikstroemia indica und der Eualchimillen, sondern auch die von Antennaria alpina, Taraxacum officinale, apogamen Hieracien, Houttuynia cordata gehören hierher. Antennaria alpina führt im Sporophyt gegen 52 Chromosomen, während die nahe verwandte normalgeschlechtliche Antennaria dioica deren gegen 26 aufweist[2]). Taraxacum officinale verfügt im Sporophyt über 26 Chromosomen[3]), eine als Taraxacum confertum bezeichnete Art, über die O. Rosenberg soeben berichtet[4]) und bei der er Reduktionsteilung in der Embryosackmutterzelle nachweist, hingegen annähernd nur über die Hälfte. Bei den apogamen Hieracien steigt die Chromosomenzahl bis auf das Dreifache einzelner normalgeschlechtlicher Arten[5]). In der Zusammenstellung seiner auf Hieracium bezüglichen Untersuchungsergebnisse, bei der Gegenüberstellung von Hieracium auricula mit 18. dem Hieracium excellens mit 34 Chromosomen, schaltet O. Rosenberg bereits, wie schon einmal hervorgehoben wurde, die Bemerkung ein[6]), es könnte vielleicht diese Verdoppelung der Chromosomenzahl durch eine Longitudinal-Teilung der Chromosomen, ohne Kernteilung, veranlaßt worden sein. Sehr interessant ist der von O. Rosenberg[7]) neuerlich geführte Nachweis, daß auch einzelne Formen der Rosa glauca und R. canina nicht mit 16 Chromosomen in den diploiden Kernen und 8 in den haploiden Kernen ausgestattet sind, wie ich es seinerzeit für Rosa livida, R. cinnamomea und eine der vielen Formen von R. canina fand[8]). sondern

---

1) Vgl. meine Arbeit über die Apogamie der Eualchimillen in den Jahrb. für wissensch. Bot. 1904, Bd. XLI, pag. 159. Siehe auch das VII. Heft meiner Histolog. Beiträge: Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts usw., 1909, pag. 74.

2) H. O. Juel, Vgl. Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung Antennaria. Kongl. Sv. Vet. Akad. Handl. 1900, Bd. XXXIII, Nr. 5, pag. 36.

3) H. O. Juel, Die Tetradenteilungen bei Taraxacum und anderen Cichoriaceen. Ebenda, Bd. XXXIX, Nr. 4, pag. 6.

4) Über die Chromosomenzahlen bei Taraxacum und Rosa. Svensk Botanisk Tidsskrift 1909, Bd. III, pag. 150.

5) O. Rosenberg, Cytological Studies on the Apogamy in Hieracium. Bot. Tidsskrift, København 1907, pag. 143.

6) Ebenda, pag. 168.

7) A. a. O., Svensk. Bot. Tidsskr., Bd. III, pag. 153 ff.

8) In der Eualchimillen-Arbeit, pag. 149.

mit 33 bzw. 34 und 16 oder 17 Chromosomen, und daß diese chromosomenreichen Rosen zugleich zur Apogamie übergingen. Auch bei dieser Gelegenheit weist O. Rosenberg wieder darauf hin, daß „aus irgend einer Ursache (vielleicht durch Längsspaltung der Chromosomen ohne folgende Kernteilung) die Zahl der Chromosomen verdoppelt wurde“ und daß gleichzeitig hiermit die Bedingungen gegeben waren, die zur Embryobildung ohne Befruchtung führten[1]). Bei der von K. Shibata und K. Miyake studierten Saururacee Houttuynia cordata[2]), die merkwürdigerweise die Reduktionsteilung auch in den Pollenmutterzellen ausschaltet, konnten 52—56 Chromosomen gezählt werden. Dieselbe Zahl wiesen auch die vegetativen Zellen dieser Pflanze auf. Also auch dieser letzte Fall vermehrt die Beispiele, wo Ooapogamie und Chromosomenreichtum zusammengehen.

Wir hatten aus anderer Veranlassung schon in diesem Aufsatz, auf die niedrigen Chromosomenzahlen bei Rubus und Rosa uns stützend, die Vermutung geäußert, daß bei Eualchimillen mehr als Tetraploidie der Kerne vorliege. Der Weg dahin hätte durch eine solche Tetraploidie, wie sie die apogamen Rosen aufweisen, führen können. So sind auch die normalgeschlechtlichen Hieracien mit 14, bzw. 18 Chromosomen in den Kernen ihrer Sporophyten schon als verhältnismäßig chromosomenreich zu bezeichnen, wenn man sie mit solchen Kompositen vergleicht, die wie Crepis virens, in ihrem Sporophyt nur 8, im Gametophyt also 4 Chromosomen führen[3]).

Soweit meine Erfahrungen reichen, vollzieht sich im großen und ganzen innerhalb der phylogenetischen Reihe, die von den Pteridophyten bis in die letzten Auszweigungen der Phanerogamen aufwärts führt, eine Verminderung der Chromosomenzahl in den Kernen. Es scheint daher, als wenn eine gegenläufige, sich innerhalb dieser Reihe wiederholt einstellende Vervielfältigung des Chromosomensatzes wie eine Art von Rückschritt aufgefaßt werden müßte, die vielfach nachteilige Folgen zeitigt.

Bilder der Reduktionsteilung in Pollenmutterzellen des apogamen Hieracium excellens und gewisser ebenfalls apogamer Rosen, wie sie O. Rosenberg[4]) dargestellt hat, zwingen auch zur Erörterung der Frage,

1) A. a. O., Svensk. Bot. Tidsskr., Bd. III, pag. 161.

2) Über Parthenogenesis bei Houttuynia cordata. The Botanical Magazine, Tokyo 1908, Vol. XXII, pag. 141.

3) H. O. Juel, Die Tetradenteilungen bei Taraxacum und anderen Cichoriaceen. Kongl. Sv. Vet. Akad. Handl. 1905, Bd. XIXXX, Nr. 4, pag. 13.

4) In der zitierten Hieracium-Arbeit von 1907 auf pag. 153 und in der ebenfalls zitierten Taraxacum-Rosa-Arbeit von 1909 auf pag. 156.

ob nicht etwa Apogamie unmittelbar in den Gonotokonten eines Bastards ausgelöst werden könnte, wenn Arten mit ungleicher Chromosomenzahl sich zu seiner Entstehung vereinigten. In den Reduktionsspindeln der Pollenmutterzellen von Hieracium excellens bekam O. Rosenberg oft 14 oder 15 Gemini und 6 oder 7 ungepaarte Chromosomen zu sehen, während in anderen Fällen doch auch alle Chromosomen zu etwa 17 Gemini gepaart sein konnten. Die Reduktionsspindeln der Pollenmutterzellen apogamer Rosen zeigten eine Anzahl Gemini in ihrem Äquator, während andere Gemini und vorwiegend Einzelchromosomen sich außerhalb der Teilungsfigur in deren Nähe befanden. Das erinnerte O. Rosenberg an Bilder, wie sie bei der Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen des Bastards Drosera longifolia × rotundifolia ihm entgegentraten, Bilder, welche die Vorstellung erwecken konnten, daß es sich auch bei jenem Hieracium und diesen Rosen um Folgen von Bastardierung handle. Doch ließ O. Rosenberg von diesem Gedanken alsbald ab, um den andern festzuhalten, daß hier nur Störungen im Reduktionsprozesse vorliegen. Das ist in der Tat anzunehmen und erinnert uns daran, daß auch R. R. Gates ähnliche Erscheinungen in den Reduktionsspindeln der Pollenmutterzellen bei der tetraploiden Oenothera gigas beobachtet hat. Bis jetzt haben sexuelle Vereinigungen von Arten mit ungleicher Chromosomenzahl, falls sie zu starke Störungen der sexuellen Reproduktion mit sich brachten, zu Sterilität, in keinem mir bekannten Falle aber zu Ooapogamie geführt. Andererseits läßt sich unschwer begreifen, daß, wenn durch Vermehrung des Chromosomensatzes statt zweier homologer Chromosomen vier oder gar acht den Gonotokonten zufallen, sie durch gegenseitige Wechselwirkung sich bei der Paarung stören könnten. Haben aber erst innerhalb der Samenanlagen die Vorgänge der Reduktionsausschaltung in das Fortpflanzungsgeschäft eingegriffen und dieses im Laufe von Generationen stabilisiert, so mag das auch den Paarungsverhältnissen der Chromosomen in den Pollenmutterzellen einen regelrechteren Verlauf gesichert haben. Das könnte zum mindesten die ordnungsmäßige Ausbildung der Bilder erklären, die uns in den Reduktionsspindeln der Pollenmutterzellen einer Wikstroemia indica (Fig. 8, Tafel VI) entgegentreten. Daß zudem eine allem Anschein nach aus Vervielfältigungen des Chromosomensatzes hervorgegangene Chromosomenvermehrung nicht unbedingt zu Störungen bei den Reduktionsteilungen zu führen braucht, das lehren uns die regelrechten Bilder der normalgeschlechtlichen Alchimilla pentaphylla [1]), die ebensoviel Chromosomen in ihren Kernen wie die apogamen

1) Apogamie der Eualchimillen a. a. O., Taf. IV, Fig. 43—47.

Eualchimillen führt, tetraploid, wenn nicht gar oktoploid, ist. Um die Regelmäßigkeit in der Ausbildung, welche die Reduktionsbilder auch in den Pollenmutterzellen bestimmter apogamer Eualchimillen, so der Alchimilla speciosa [1]), aufweisen, sich zurechtzulegen, würde man somit bei diesen, nicht erst zu einem regulierenden Einfluß der typischen Kernteilung, die an Stelle der Reduktionsteilung in den Samenanlagen trat, seine Zuflucht zu nehmen brauchen, vielmehr direckt an das Verhalten der ebenso chromosomenreichen A. pentaphylla anknüpfen können.

Doch ist eine über Diploidie hinausgehende Vermehrung der Chromosomensätze keinesfalls als einzige Ursache, die zu Ooapogamie führen konnte, anzusehen. Ooapogamie stellte sich vielmehr, allem Anschein, nach unter bestimmten Bedingungen auch infolge von Diöcie ein, wenn diese die regelrechte Fortpflanzung erschwert hatte. Darüber belehrt uns das Beispiel von Thalictrum purpurascens, einer Pflanze mit 24 Chromosomen im Sporophyt, also mit einer bei Ranunculaceen, zu denen sie gehört, verbreiteten Zahl [2]). Für die als apogam zuvor schon erkannten Elatostemen stellte ich neuerdings fest, daß ihnen 32 Chromosomen im Sporophyt zukommen [3]). Das ist nun dieselbe Zahl, welche auch die normalgeschlechtliche Urtica dioica aufweist [4]). Es könnte freilich die Frage hier aufgeworfen werden, ob die 32 Chromosomen des Sporophyts dieser Urticaceen nicht schon eine tetraploide Zahl darstellen und ob Urtica dioica nicht trotz solcher Tetraploidie in ähnlicher Weise bei ihrer Normalgeschlechtlichkeit verharrte, wie es die mit sicherlich vervielfältigtem Chromosomensatze ausgestattete Alchimilla pentaphylla tut. Eine weitere Prüfung von Urticaceen auf ihre Chromosomenzahlen wird zur Klärung dieser Frage beitragen. Cannabis sativa, die aber nicht zu den Urticaceen, wohl aber in deren nächste Verwandtschaft, zu den Moraceen, gehört, führt nur 20 Chromosomen in ihrem Sporophyt, 10 Gemini in ihren Gonotokonten [5]). Jedenfalls kann aber Marsilia Drummondii, die in gleicher Weise durch Ausschaltung

---

1) Ebenda, Tafel I, Fig. 11—13.

2) J. B. Overton, Über Parthenogenesis bei Thalictrum purpurascens. Ber. d. Deutsch. bot. Gesellsch. 1904, pag. 278.

3) Sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen. Jahrb. für wissensch. Bot. 1910, Bd. XLVII, pag. 267.

4) Ebenda, pag. 246.

5) Nicht 9 wie ich fälschlich auf pag. 34 des 7. Heftes meiner Histologischen Beiträge in der Arbeit: „Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts“ usw. 1909, angegeben habe.

der Reduktionsteilung apogam wurde, hier ohne alles Bedenken angereiht werden, da die auf etwa 32 abzuschätzende Chromosomenzahl[1]) in den Kernen ihres Sporophyts durchaus nicht als hoch bei den Pteridophyten gelten kann. Zudem kommt den normalgeschlechtlichen Marsilia-Arten dieselbe Chromosomenzahl zu. Da die Mikrosporen der Marsilia Drummondii keine Spermatozoiden bilden, so kann eine Befruchtung ihrer Eier nicht erfolgen. In lehrreicher Weise schließen sich letztere nach außen ganz ebenso ab, wie die apogamen Eier von Angiospermen, die nach Befruchtung nicht verlangen.

In ähnlicher Weise wie Marsilia Drummondii würde sich nach den eben veröffentlichten Untersuchungen von K. Meyer[2]) die Burmanniacee Thismia clandestina verhalten. Die Übereinstimmung würde darin liegen, daß auch bei Thismia clandestina die Befruchtung infolge mangelhafter Ausbildung der männlichen Geschlechtsprodukte nicht erfolgen kann, eine Steigerung der Chromosomenzahl hingegen allem Anschein nach nicht vorliegt. Thismia clandestina besitzt hermaphrodite Blüten, ist aber in Wirklichkeit nur noch weiblich, falls die Annahme K. Meyer's, daß ihr Pollen funktionslos sei[3]), zutrifft. Als Chromosomenzahlen gibt K. Meyer für die Pollenmutterzellen dieser Pflanze etwa 6—8 Paare, für die Embryosackmutterzelle, bei ausbleibender Reduktion, gegen 12 an[4]), also niedrig klingende Werte.

Soweit die noch nicht abgeschlossenen Untersuchungen von Franz Roth ein Urteil zu fällen erlauben, würde das Verhalten der Gattung Rumex ein sehr eigenartiges sein[5]). Die Diöcie der Arten in der Sektion Acetosa hätte trotz der niedrigen Chromosomenzahlen, welche diese Sektion aufweist, zu Apogamie bei ihr geführt, während andererseits möglicherweise ebensolche Apogamie durch hohe Chromosomenzahlen bei einigen gynomonöcischen Arten der Sektion Lapathum veranlaßt worden wäre. Die diöcischen Arten der Sektion Acetosa, mit denen Franz Roth experimentierte und bei denen er aus den Isolierungsversuchen auf Apogamie schließen zu müssen glaubte, führten in den Reduktionskernplatten ihrer Pollenmutterzellen bei Rumex Acetosa, R.

1) Apogamie bei Marsilia. Flora 1907, Bd. CXXXII, pag. 132, 134.

2) Untersuchungen über Thismia clandestina. Sonderabzug aus dem Bulletin des Naturalistes de Moscou 1909.

3) Sonderabzug, pag. 8.

4) Ebenda, pag. 9. Soweit als das vorhandene Material für solche Feststellungen genügte.

5) Die Fortpflanzungsverhältnisse bei der Gattung Rumex. Bonner Inaug.-Dissertation, auch Verhandl. des Naturhist. Vereins zu Bonn 1906, Jahrg. 63, pag. 327.

hispanicus, R. arifolius, R. nivalis je 8 Gemini. Sie waren augenscheinlich apogam mit ursprünglichem Chromosomensatz; nicht so die ebenfalls apogame Art Rumex Acetosella, bei der sich 16 Gemini vorfanden. Diese standen aber in ihrer Größe um die Hälfte hinter den Chromosomen der zuvor genannten Arten zurück[2]). Wie die Franz Roth'schen Figuren lehren[3]), sind auch die Kerne, welche die 16 Gemini bei R. Acetosella bergen, nicht größer als jene mit 8 Gemini bei R. Acetosa. Natürlich war die Verlockung groß, Bastarde zwischen diesen beiden Arten zu erziehen, um sie auf ihre Reduktionsbilder zu studieren, doch gelang trotz vieler Mühe die Bastardierung nicht[4]), wie denn Bastarde zwischen diöcischen Rumex-Arten überhaupt nicht bekannt sind, während umgekehrt die zwitterigen Arten dieser Gattung sehr viele Bastarde geliefert haben[5]). Die Reduktionskernplatten der Pollenmutterzellen von Rumex scutatus ergaben Franz Roth 12 Gemini, und zwar, wie aus den Figuren[6]) zu ersehen ist, ebenfalls ohne Änderung der Kerngröße gegen die anderen Arten. Diesen Chromosomenzahlen gegenüber ständen nun jene der zwitterigen Arten, die Franz Roth aus der Sektion Lapathum untersuchte. Bei Rumex cordifolius waren es mehr als 20 Gemini, die er zählte, bei R. cordifolius ließ sich diese Zahl sogar sicher auf 40 bestimmen. Die Franz Roth'schen Figuren zeigen[7]), daß die entsprechenden Kerne des R. cordifolius bedeutend größer als jene von der Sektion Acetosa sind. Wollte man auf die Erfahrungen mit Rumex sich stützen, so könnte man, meint Franz Roth[8]), fast denken, daß hohe Chromosomenzahlen die Bastardierung eher erleichtern, als daß sie ihr hinderlich sein sollten, da doch die chromosomenarmen Rumex-Arten gar nicht bastardieren, die chromosomenreichen hierzu so sehr neigen. Das Verhalten der Gattung Rumex der Apogamie gegenüber würde noch lehrreicher sein, als es jetzt schon ist, wenn sich herausstellen sollte, daß alle die chromosomenreichen Arten normalgeschlechtlich sind. Doch diesen Ausspruch hindert eine Angabe von Franz Roth[9]), derzufolge weibliche Blüten an gynomonöcischen Stöcken von Rumex

1) A. a. O., pag. 338.
2) A. a. O., pag. 339.
3) Taf. I, Fig. 1—4.
4) A. a. O., pag. 340.
5) W. O. Focke, Die Pflanzen-Mischlinge 1881, pag. 346.
6) Taf. I, Fig. 5, 6.
7) Taf. I, Fig. 7, 8.
8) A. a. O., pag. 342.
9) A. a. O., pag. 355.

crispus und Rumex Patientia, in Pergamindüten abgeschlossen, reichlich normalen, keimfähigen Samen lieferten. Franz Roth hatte alle hermaphroditen Blüten, die man schon in jungen Stadien erkennen kann, von den zu isolierenden Blütenständen entfernt. Er nahm auch deren Isolierung zu einer Zeit vor, wo hermaphrodite Blüten an ihnen nicht mehr gebildet werden, doch empfindet er es selbst, daß seine Versuche nicht einwandfrei sind.

Der Umstand, daß bei Eualchimillen, Taraxacum, Hieracien großer Formenreichtum mit Ooapogamie zusammengeht, hatte in mir den Gedanken geweckt, daß diese durch starke Mutation gefördert werde[1]). Seitdem haben sich zu den ooapogamen Pflanzen, die vielgestaltig sind, Wikstroemia indica[2]) und Elatostema sessile[3]) gesellt. Andererseits fügte ich auch seinerzeit schon hinzu, daß die Gattung Rubus und Rosa sich ebenso formenreich wie die Eualchimillen zeige, ohne deshalb apogam zu sein, und daß die vielgestaltigen Draba verna und Viola tricolor zu den normalgeschlechtlichen Pflanzen gehören. Nunmehr ist auch für eine Anzahl Rosen durch O. Rosenberg[4]), wie wir zuvor schon sahen, Ooapogamie festgestellt worden, was an der Tatsache aber nichts ändert, ja sie in ihrer Bedeutung sogar noch steigert, daß andere Rosen trotz Vielgestaltigkeit ihre Normalgeschlechtlichkeit beibehielten. Meine Auffassung der Sachlage möchte ich auf Grund unserer erweiterten Kenntnisse jetzt etwa dahin formulieren, daß starke Mutation, nur wenn sie mit Chromosomenvermehrung zusammen geht, Ooapogamie fördert. Starke Mutation scheint aber tatsächlich eine Vervielfältigung der Chromosomensätze zu begünstigen, eine Annahme, für die Oenothera gigas einen besonders wichtigen, weil unmittelbar kontrollierten Anknüpfungspunkt schafft. Daß es andere Ursachen gegeben hat, die außerdem zu Ooapogamie führten, wurde bereits entwickelt. Daß Chromosomenvermehrung ohne Mutation vor sich gehen kann und dann nicht apogame Wirkungen zu haben braucht, scheint Drosera longifolia zu lehren. Bei Oenothera Lamarckiana sind Mutationen und Chromosomenvermehrung erst im Gange und die Zeit, über die sich die Be-

---

1) Die Apogamie der Eualchimillen, a. a. O. pag. 751 ff.

2) Hans Winkler, Progressus rei botanicae 1908, pag. 147 und meine Angaben im 7. Heft der Histol. Beiträge: Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts usw. 1909, pag. 86.

3) Meine Arbeit über sexuelle und apogame Fortpflanzung bei Urticaceen. Jahrb. für wissensch. Bot. 1910, Bd. XLVII, pag. 273.

4) Svensk Bot. Tidsskrift 1909, Bd. III, pag. 153.

obachtungen erstrecken, noch relativ zu kurz, als daß alle Möglichkeiten, auch die für Ooapogamie, erschöpft seien. R. R. Gates[1]) hat Oenothera lata als ooapogam in Verdacht, doch würde es sich bei O. lata nicht um einen O. Lamarckiana-Mutanten handeln, dem eine vermehrte Chromosomenzahl zukommt, vielmehr um einen solchen, bei dem die Pollenbildung gelitten hat. Auch über Oenothera gigas schreibt R. R. Gates[2]) in seiner letzten Publikation: „It is not impossible that O. gigas itself may develope sign of apogamy." Das geht aber nicht über eine bloße Vermutung hinaus.

Im übrigen sollen alle diese meine Erörterungen nur zu weiterer Forschung nach den Ursachen der Ooapogamie, die im Pflanzenreich in immer zahlreicher werdenden Beispielen bekannt wird, anregen, vielleicht auch durch die Fassung bestimmter Fragen die Beachtung bisher weniger berücksichtigter Einzelheiten bei den Untersuchungen veranlassen.

Wie in diesem Aufsatz schon einmal angeführt wurde, hat Reginald Ruggles Gates bei seiner Untersuchung der Oenothera gigas die Frage aufgeworfen, ob nicht die Angabe von Shigéo Yamanouchi[3]), daß aus Prothallien von Nephrodium molle „Sporophyte" mit reduzierter Chromosomenzahl hervorgegangen seien, an Auffälligkeit bei der Annahme verlöre, daß Nephrodium molle tetraploid sei. Die hohe Chromosomenzahl dieses Farns, verglichen mit der anderer Farne, weise auf solche Verhältnisse hin. Dann würden die aus den Prothallien durch Sprossung erzeugten, mit derselben reduzierten Chromosomenzahl wie diese Prothallien ausgestatteten Sporophyte noch immer diploid sein. Wenn die Angaben über diesen Sprossungsvorgang, der sich unter künstlichen Kulturbedingungen[4]) vollzogen hat, betreffs der Chromosomenzahlen wirklich zutreffen, so dürfte es nur willkommen sein, wenn er durch R. R. Gates' Erklärungsversuch aus der Kategorie theoretisch störender Ausnahmefälle, die man als solche immer wieder zitiert, ausgeschaltet werden könnte. R. R. Gates meint, daß Messungen der Kern- und Zellgrößen, nach dem Muster der bei Oenothera gigas von ihm vorgenommenen, dazu beitragen könnten, die Sachlage zu klären. — Ich selbst wollte mit meinen Bemerkungen zu der betreffenden Angabe Yamanouchi's so lange zurückhalten, bis wir über das weitere

1) Apogamy in Oenothera. Science N. S. 1909, Vol. XXX, pag. 691.

2) The Stature and Chromosomes of Oenothera gigas de Vries. Arch. für Zellforschung 1909, Bd. III, pag. 547.

3) Apogamy in Nephrodium. Bot. Gazette 1908, Vol. XLV, pag. 289 ff.

4) Ebenda, pag. 295.

Schicksal seiner, mit halber Chromosomenzahl ausgestatteten Nephrodium molle-Sporophyte etwas erfahren hätten. Da aber R. R. Gates die Anregung dazu gibt, so möchte ich mich immerhin hier schon darüber äußern, was mir an den Yamanouchi'schen Angaben und Bildern aufgefallen ist. Die Prothallien, aus welchen die in Betracht kommenden Sporophyte durch apogame Sprossung hervorgingen, zeichneten sich durch verhältnismäßig große Zellen, im Vergleich zu normalen Prothallien derselben Art aus, und sie hatten auch voluminösere Kerne als diese aufzuweisen, die entsprechend größere Teilungsfiguren bildeten[1]). Vergleicht man diese Figuren mit jenen, die S. Yamanouchi für normale Prothallien von Nephrodium molle veröffentlicht hat[2]), so fällt in der Tat der Größenunterschied sehr auf. Ein im Spiremstadium befindlicher, dem abnormen Prothallium entnommener Kern[3]) weist in der Zeichnung einen Durchmesser von 33:26 mm auf, während ein bei derselben Vergrößerung dargestellter Kern von gleichem Entwicklungszustand aus dem normalen Prothallium nur 21:19 mm mißt[4]). Andererseits stimmen die Größenverhältnisse der Kernfiguren in den abnormen Prothallien mit jenen eines normalen Sporophyts von Nephrodium molle überein[5]). Ob die Spermatozoiden, welche von den abnormen Prothallien erzeugt wurden, sich durch bedeutendere Größe auszeichneten, finde ich in Yamanouchi's Text nicht erwähnt. Letzteres wäre aber nicht unwichtig zu wissen. S. Yamanouchi zählt in den Kernen der abnormen Prothallien 64 oder 66 Chromosomen, in den gleichgroßen Kernen eines normalen Sporophyts 128—132. Wie das mit den andern Erfahrungen, über die in diesem Aufsatz berichtet wurde, in Einklang zu bringen ist, müssen weitere Untersuchungen uns lehren. Freilich darf man nicht vergessen, daß uns aus den Abteilungen der Thallophyten über solche Fälle berichtet wird, in welchen sich die Größe der einander entsprechenden Kerne und Zellen nicht nach der Zahl der Chromosomen richtet, welche in diesen Kernen vertreten sind. Das dürfte nach den Untersuchungen von J. Lloyd Williams für Dictyotaceen gelten[6]), deren sporophyte und gametophyte Thalli nicht nur im

---

1) Ebenda, pag. 297. Abbildungen der Taf. IX.

2) Spermatogenesis, Oogenesis and Fertilization in Nephrodium. Bot. Gazette 1908, Vol. XLV, pag. 145. Abbildungen der Taf. VI.

3) Taf. IX, Fig. 4.

4) Taf. VI, Fig. 1.

5) Vgl. die Figuren der Taf. X der genannten Arbeiten mit jenen der Taf. I.

6) Studies in the Dictyotaceae. I und II, in Ann. of Bot. 1904, Vol. XVIII. pag. 141 and 183.

Habitus einander gleichen, sondern auch in der Kern- und Zellgröße übereinzustimmen scheinen[1]), ungeachtet die Kerne der sporophyten Generation doppelt so viel Chromosomen als die der gametophyten führen. — So auch gibt R. R. Gates[2]) an, S. Yamanouchi habe ihm versichert, daß der ungeschlechtliche Thallus von Polysiphonia violacea weder in der Größe der Zellen noch jener der Kerne von dem geschlechtlichen konstant abweiche, ungeachtet die zuerst genannte Generation 40, die zu zweit genannte 20 Chromosomen in ihren Kernen führe[3]). Dazu würde auch die Angabe von J. F. Lewis[4]) für eine andere Rhodophycee, die Griffithia Bornetiana, stimmen, daß die Größe der Kerne in ihren sporophyten und gametophyten Generationen annähernd übereinstimme[5]), trotzdem diese Kerne im Sporophyt diploid, im Gametophyt haploid sind. Nur soll zur Zeit der Metaphase die Kernhöhle der sexuellen, also haploiden Pflanzen etwas kleiner als die der tetrasporenbildenden, also diploiden, sein. In der morphologischen Ausgestaltung der sporophyten und gametophyten Thalli herrscht Übereinstimmung. — Doch das wären unter allen Umständen eigenartige Fälle, die ihrerseits erst einer Erklärung bedürfen und an der Tatsache nichts ändern, daß bei höher organisierten Tieren und Pflanzen zwischen vergleichbaren Objekten Kern- und Zellgröße sich nach der Chromosomenzahl richtet. Im Tierreich wären im besonderen die experimentellen Beweise hervorzuheben, die Th. Boveri dafür bei den Seeigellarven geliefert hat[6]). Das für Nephrodium molle von S. Yamanouchi geschilderte Verhalten würde übrigens auch von jenem der Dictyotaceen und der Rhodophyceen verschieden sein, da bei Nephrodium nicht Kerne mit verschiedener Chromosomenzahl gleiche Größe besäßen, vielmehr Kerne mit übereinstimmender Chromosomenzahl sich in ihrer Größe bedeutend unter-

---

1) Vgl. hierzu die Figuren der Kernteilungen der mit 32 und der mit 16 Chromosomen ausgestatteten Kerne auf den Tafeln IX, X und XII der genannten beiden Arbeiten.

2) Archiv für Zellforschung 1909, Bd. III, pag. 541.

3) Auf diese Mitteilung muß ich hier den Nachdruck legen, da ich mir aus den Abbildungen, die S. Yamanouchi's verdienstvolle Arbeit „The Life-History of Polysiphonia" auf Taf. XIX—XXVIII der Bot. Gazette 1906, Vol. XLII begleiten, ein eignes Urteil über den Sachverhalt nicht bilden konnte.

4) The Life-History of Griffithia Bornetiana. Ann. of Bot. 1909, Vol. XXIII, pag. 639.

5) Ebenda, pag. 647.

6) Zellenstudien, Heft 5: Über die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen, 1905.

scheiden würden. Die endgültige Aufklärung dieses Falles ist erwünscht, sie würde den Wert der Yamanouchi'schen Arbeit noch steigern.

Im Hinblick auf Dictyotaceen und Rhodophyceen sei hier eingeschaltet, daß ihr eigenartiges Verhalten mir aus seiner isolierten Stellung etwas hinauszurücken scheint, jetzt, wo ich es mit bestimmten in diesem Aufsatz erörterten Erscheinungen vergleiche. Die Verdoppelung der Chromosomenzahl wurde von Oenothera gigas ohne stärkere Merkmaländerung ertragen, also könnte schließlich auch bei Dictyotaceen und Rhodophyceen, im Anschluß an Befruchtung, die diploide Anlage den haploiden Thallus ohne notwendige Änderung in seiner Ausgestaltung wiederholen. Als auffälliger Unterschied gegen das Verhalten von Oenothera gigas nach ihrer Chromosomenverdopplung, bleibt für Dictyotaceen und Rhodophyceen nur die Tatsache, daß sich ein solcher Vorgang ohne Kern und Zellvergrößerung bei ihnen vollziehen konnte.

Wenn Nephrodium molle wirklich tetraploid wäre, sein nach einer Reduktionsteilung erzeugtes Prothallium also noch immer diploid und eben infolge dieser Diploidie befähigt, durch Sprossung einen Sporophyten mit diploiden Kernen zu erzeugen, so entstände die Frage, warum nicht auch die mit reduzierter Chromosomenzahl ausgestatteten Eier tetraploider Pflanzen zu echter Parthenogenesis hinneigen. Denn sie wären ja auch nach dem Reduktionsvorgang noch diploid. Derartiges ist aber nicht bekannt, vielmehr gehen auch solche Eier, ebenso wie andere auf Befruchtung eingerichtete, unbefruchtet zugrunde. Selbst bei solchen Pflanzen wie Wikstroemia indica, bei welchen eine besonders hohe Vervielfältigung des Chromosomensatzes anzunehmen ist, erwies sich zur apogamen Weiterentwicklung der Eier die Ausschaltung der Reduktionsteilung als notwendig.

Möglicherweise wird aber in Zukunft als Beispiel von haploider Anlage eines sonst diploiden Sporophyts auch noch eine Gymnosperme zitiert werden, und zwar Pinus Pinaster. Eine auffällige Angabe dieser Art wird von W. T. Saxton[1]) in dem Maiheft der Botanical Gazette gemacht. W. T. Saxton war es gelegentlich aufgefallen, daß Samenanlagen von Pinus Pinaster „Proembryonen" in allen Stadien der Ausbildung führen, ohne daß Pollenschläuche im Nucellus zu finden seien. Auch käme es vor, daß man im Nucellus in solchem Falle zwar Pollenschläuche antreffe, diese aber nur einen Teil des Nucellus durchsetzen und ohne Kerne seien. Durch besonders darauf gerichtete Untersuchungen meint nun W. T. Saxton, sich tatsächlich vom Vorhandensein

1) Bd. XLVII, pag. 406.

der „Parthenogenesis“ bei Pinus Pinaster überzeugt zu haben. Den Beweis hierfür liefern ihm zwei Figuren, die er seiner kurzen Mitteilung beifügt. Die eine zeigt im Nucellus einen Pollenschlauch, in seinem Innern noch die generativen Kerne, dessenungeachtet den Eikern im Kernspindelstadium begriffen. Diese Kernspindel ist annähernd in der Längsachse des Eies orientiert, während eine aus der Befruchtung hervorgegangene Keimkernspindel quer zu dieser Achse stehen müßte. Die Zahl der Chromosomen in dieser Spindel soll zudem haploid sein. In der anderen Figur hört der Pollenschlauch in halber Höhe des Nucellus auf, führt ebenfalls noch die generativen Kerne, der Eikern ist dessenungeachtet geteilt, die von ihm erzeugten, durch Verbindungsfäden noch zusammenhängenden Tochterkerne bilden eine schräg zur Längsachse des Eis orientierte Figur. Archegonium und Ei zeigen keine Veränderung, aus der man auf stattgehabte Befruchtung schließen könnte. So weit die Beobachtungen reichen, so schließt W. T. Saxton, abortiert die Samenanlage oft vor Bildung eines „Proembryo“, doch niemals nachher. Sonach scheine es, daß parthenogenetische Embryonen ebensogut sich entwickeln müssen als normale. Es sei nicht möglich anzugeben, ob diese Entwicklung nur intraseminal ist oder ob Samen, die solche Embryonen enthalten, zu keimen und normale Pflanzen zu bilden vermögen.

Auffallend wäre es jedenfalls sehr, wenn ein gymnospermes Ei sich den Luxus der Parthenogenesis gestatten wollte, während über ihm Spermakerne darauf harren, in Aktion zu treten. Man könnte ja immerhin sich vorstellen, daß bei zufällig verhindertem Zutritt der Pollenschlauchspitze bis zum Ei von ihr ausgeschiedene Stoffe eine parthenogenetische Entwicklung des Eies anregen könnten. Das würde an die Angaben von Hans Winkler erinnern, mit chemischen Bestandteilen des Spermas bestimmter Seeigel eine Anzahl Teilungen in deren unbefruchteten Eiern ausgelöst zu haben[1]). Doch bevor solche Möglichkeiten weiter erörtert werden, müßten über das von W. T. Saxton behauptete Verhalten seiner Pinus-Eier noch ganz andere Angaben vorliegen. Für den Augenblick lassen sich an seine Bekanntmachung nur lauter Fragezeichen anknüpfen.

Zunächst faßte ich in diesem Aufsatz nur solche höhere Chromosomenzahlen ins Auge, für die der Vergleich eine Ableitung aus Längs-

1) Über Merogonie und Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1901, Bd. XXXVI, pag. 764.

spaltungen wahrscheinlich macht. Doch bietet das Pflanzenreich andere Beispiele höherer Chromosomenzahlen, die ihre Erklärung wohl in einer Querteilung von Chromosomen finden dürften. Im Gegensatz zu der aus Längsspaltung abzuleitenden Chromosomenvermehrung hat die auf Querteilung beruhende keine Vergrößerung der Kerne zur Folge. Der Chromosomensatz wird ja alsdann nicht vervielfältigt, die Summe der im Kern vertretenen Erbeinheiten bleibt die gleiche wie zuvor, es ist somit kein Grund für dessen Vergrößerung vorhanden. Ein Fall, in welchem ich mir eine solche Vermehrung der Chromosomenzahl durch Querteilung als sehr wahrscheinlich denke, ist der schon einmal erwähnte des Rumex Acetosella[1]). Wir fanden die Reduktionskerne in den Pollenmutterzellen dieser Spezies mit 16 Gemini ausgestattet, wobei jeder Geminus die halbe Größe der 8 Gemini zeigte, welche die entsprechenden Kerne von Rumex Acetosa bei gleichem Volumen führen. — Ein anderer und zwar extremer Fall, der wohl auch nur durch Annahme von Querteilungen einstiger Chromosomen dem Verständnis näher rückt, ist der von Funkia. Die Kerne des Sporophyts der Funkia ovata und F. Sieboldiana führen nach Miß M. G. Sykes[2]) 48 Chromosomen in den Kernen ihres Sporophyts. Sie zeichnen sich aber durchaus nicht in ihrer Größe von den Kernen anderer verwandter Liliaceen aus. In den von K. Miyake[3]) bei übereinstimmender Vergrößerung dargestellten Reduktionskernen der Pollenmutterzellen von Funkia Sieboldiana und Lilium Martagon treten erstere gegen letztere sogar in der Größe zurück. Nichts anderes gilt für die Größe der sogar mit noch mehr Chromosomen wie Funkia ausgestatteten Yucca-Arten[4]). Funkien wie Yukken sind mit verschieden großen Chromosomen in ihren Kernen versehen. Die kleinen Chromosomen aus erblich fixierten Querteilungen der großen abzuleiten, liegt überaus nahe. Beachtet man die Art und Weise, wie in solchen Fällen die ungleich großen Chromosomen in die Kernplatten eingereiht werden, so gelangt man zu der Vorstellung, daß die Zerkleinerung eines Teils dieser Chromosomen ihre freie Einfügung in den Raum erleichtert. Die großen Chromosomen können sich unbehindert in der Peripherie der Kernplatte ausstrecken, im Innern

1) Im Anschluß an die Angaben und Bilder bei Franz Roth in der früher zitierten Rumex-Arbeit, pag. 338 u. 339 und Taf. I, Fig. 2 u. 4.

2) Notes on the number of the somatic chromosomes in Funkia. Archiv für Zellforschung 1908, Bd. I, pag. 526.

3) Über Reduktionsteilung in den Pollenmutterzellen einiger Monokotylen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1905, Bd. XLII, Taf. IV, Fig. 74 ff. und Taf. V, Fig. 112 ff.

4) Clemens Müller, Über karyokinetische Bilder in den Wurzeln von Yucca. Jahrb. f. wiss. Bot. 1909, Bd. XLVII, Taf. I.

der Kernplatte würden sie, bei gleicher Länge, sich ineinander verflechten. Den Störungen, die hieraus dem Teilungsvorgang erwachsen könnten, ist durch die Zerlegung eines Teils der großen Chromosomen in kurze Abschnitte begegnet worden. Die Vorteile einer solchen Einrichtung machen sich unter Umständen schon bei Kernen mit weit kleinerer Chromosomenzahl geltend, so bei Galtonia candicans, die mit 12 großen und 4 kleinen Chromosomen in den Kernen ihres Sporophyts ausgestattet ist. Auch bei ihr nehmen die großen Chromosomen die Peripherie, die kleinen das Innere der Kernplatten ein.

Ich beschränke mich auf die Vorführung dieser wenigen Beispiele, die für die Wahrscheinlichkeit, daß Chromosomenvermehrung in bestimmten Fällen auf Querteilung beruhe, Zeugnis ablegen sollen. Andere Fälle hätten noch herangezogen werden können, doch ist es wohl richtiger, ihre Verwertung zu verschieben bis zu dem Augenblick, wo sie auf die hier behandelten Probleme hin speziell geprüft worden sind. Da dürfte es zumeist darauf ankommen, die Untersuchung über größere Verwandtschaftsgruppen entsprechend ausgewählter Pflanzen auszudehnen, um aus dem Vergleich etwaige Stützen für phylogenetische Ableitungen zu gewinnen.

Ob eine starke Vermehrung der Chromosomenzahl durch Querteilung für die regelrechte Fortpflanzung von Nachteil werden kann, bleibe zunächst dahingestellt. Daß sie zu Ooapogamie irgendwo geführt hätte, glaube ich kaum. Zwar gehört gerade eine Art der zuvor als Beispiel von Chromosomenvermehrung durch Querteilung mit herangezogenen Gattung Funkia, und zwar F. ovata, zu denjenigen Pflanzen, die Adventivkeime bilden, doch erzeugt sie diese erst nach vollzogener Befruchtung des Eies[1]), so daß ihre Geschlechtsfunktion durch den Vorgang nicht berührt wird.

Im Anschluß an die Erscheinungen bei Funkia, Yucca, Galtonia, wo die Querteilung sich nicht über alle Chromosomen erstreckte und daher Größenunterschiede zwischen den Chromosomen bewirkte, sei als Möglichkeit aufgestellt, daß, wo auch sonst Kerne mit verschieden großen Chromosomen uns entgegentreten, dies durch phylogenetisch fixierte Querteilung eines Teiles dieser Chromosomen bedingt sei. Das Ursprüngliche dürften stets gleich große Chromosomen gewesen sein, die ungleich großen eine abgeleitete Erscheinung darstellen.

---

1) Vgl. meinen Aufsatz über Polyembryonie vom Jahre 1878 in der Jenaischen Zeitschrift für Naturwissenschaften, Bd. XII, Neue Folge Bd. V, pag. 649.

Fast als selbstverständlich erscheint es mir, daß man unter Umständen für die Erklärung hoher Chromosomenzahlen auch zu erwägen habe, ob nicht Längs- und Querteilungen zusammengewirkt hätten, um den jetzt bestehenden Zustand zu schaffen. Vergleichende Untersuchungen könnten Stützen auch für solche Schlußfolgerungen liefern.

Die Möglichkeit einer vererbten Festhaltung von Verschmelzungen unter den Chromosomen, bzw. von unterbliebenen Trennungen würde im Einzelfall auch zu berücksichtigen sein. Die Abnahme der Chromosomenzahl, wie sie im großen und ganzen während der fortschreitenden Entwicklung des kormophyten Architypus im Pflanzenreich sich vollzogen hat, dürfte mit solchen Erscheinungen zusammenhängen. Geht man von der Vorstellung aus, die ich vor einiger Zeit theoretisch zu begründen suchte[1]), daß die homologen Erbeinheiten[2]) zunächst in Mehrzahl in jedem Kern vertreten waren und daß übereinstimmend im Pflanzen- wie im Tierreich die phylogenetische Entwicklung dahin führte, jede Erbeinheit auf die Einzahl zu reduzieren, so könnte auch dieser Vorgang eine Verminderung der Chromosomenzahl in bestimmten Entwicklungsreihen veranlaßt haben. Daß im Entwicklungsgang des kormophyten Architypus nachträgliche Vervielfältigungen des Chromosomensatzes sich wieder vollziehen konnten, haben wir gesehen. Wir suchten bei Wikstroemia indica es wahrscheinlich zu machen, daß auf solche Vervielfältigungen andererseits wieder der Schwund einzelner Chromosomen folgen kann[3]). Da die homologen Chromosomen in solchen Fällen in Mehrzahl vertreten sind, kann das nicht den Verlust bestimmter Merkmale für den Organismus nach sich ziehen. In Kernen mit vervielfältigten Chromosomensätzen ist ein Unterbleiben voller Chromosomentrennung während der Karyokinese eine besonders häufige Erscheinung, die das Abzählen der Chromosomen erschwert und schließlich vielleicht auch zu einem bleibenden, eine Verminderung der Chromosomenzahl bedeutenden Verhalten werden kann.

Die cytologischen Übereinstimmungen zwischen Metaphyten und Metazoen reichen so weit, daß die hier entwickelten Gedanken über die

---

1) Histol. Beitr., Heft 7: Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts usw., 1909, pag. 116.

2) Die Pangene, oder, wie W. Johannsen nicht ohne berechtigten Grund sie zu nennen vorschlägt, die Gene. Elemente der exakten Erblichkeitslehre, 1909. pag. 124.

3) Vgl. hierzu pag. 406 dieses Aufsatzes.

Ursachen, welche die Chromosomenzahl bestimmen, ihre Anwendung auch auf das Tierreich finden könnten. Eine einheitliche Behandlung der gesammten Cytologie strebte ich von dem Augenblick an, wo ich mich dem Zellenstudium zuwandte[1]). Ich bemühte mich auch weiter, dem Fortschritt der cytologischen Arbeit auf tierischem Gebiet zu folgen und ihre Ergebnisse für die botanische Forschung zu verwerten. Mit dem riesigen Anwachsen der Literatur wurde diese Aufgabe immer schwieriger. Das empfand ich im besondern wieder jetzt, als ich den Versuch machte, das Vergleichsmaterial für die mich beschäftigende Aufgabe in entsprechenden zoologischen Veröffentlichungen zusammenzufinden. Ich gelangte zudem alsbald zu der Überzeugung, daß ich ein Urteil im Einzelfall nicht wagen dürfe, ohne mich in alle Zusammenhänge einzuarbeiten, daß es sich somit um ein Unternehmen handeln würde, das jenseits des für mich Erreichbaren liegt.

Ich muß mich daher an dieser Stelle mit einigen Andeutungen begnügen und anderen die Behandlung des gegebenen Problems auf tierischem Gebiet überlassen. Was für meine vorläufige Orientierung in Betracht kam, lieferte mir vor allem die Übersicht, welche Valentin Häcker in einem „Individuelle und spezifische Schwankungen der Chromosomenzahl“ betitelten Abschnitt seiner Abhandlung „Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger“ gab[2]). Des Weiteren ergänzte mehrfach in sehr willkommener Weise meinen Einblick in das zoologische Tatsachenmaterial das soeben erschienene, sehr verdienstvolle Buch von Emil Godlewski jun.[3]), das eine „Zusammenstellung der wichtigsten Ergebnisse der mit dem Vererbungsproblem in Zusammenhang stehenden entwicklungsmechanischen Forschungen“ bringt.

In der von Valentin Häcker gelieferten Übersicht weist dieser zunächst auf das bekannte Beispiel von Ascaris megalocephala und von A. lumbricoides hin, wo seit Th. Boveri[4]) je zwei Rassen mit 4 oder 2, bzw. mit 48 oder 24 Chromosomen unterschieden werden. Bei Berücksichtigung der Größenverhältnisse von Chromosomen und Kernen

---

1) Über Zellbildung und Zellteilung, Mai 1875.

2) Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie, herausgegeben von J. W. Spengel, 1907, Bd. I, pag. 38.

3) Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet. Heft 9 der Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen, herausgegeben von Wilhelm Roux, 1909.

4) Zellenstudien, Heft 1. Die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris megalocephala und Ascaris lumbricoides, 1887, pag. 7.

bei Ascaris megalocephala univalens und bivalens[1]), wie sie sich aus den Figuren ergeben, die Oskar Hertwig[2]) und dann August Brauer[3]) bei gleich starker Vergrößerung für die Spermatogenese und Oogenese der beiden Rassen dieses Fadenwurmes entworfen haben, möchte ich auf einen Ursprung der Chromosomen von bivalens durch Längsspaltung jener von univalens schließen[4]). Das Verhältnis wäre das nämliche wie jenes einer Oenothera gigas zu O. Lamarckiana. Dafür scheint mir entschieden auch das Verhalten zu sprechen, welches die Eier von Ascaris megalocephala bivalens zeigen, wenn sie durch ein Spermatozoon der Rasse univalens befruchtet werden. Das bivalente Ei, schreibt Victor Herla[5]), der diesen Vorgang entdeckte, trotzdem es doch für die Aufnahme von zwei Chromosomen konstruiert zu sein scheint, begnügt sich vollkommen mit dem Eindringen von nur einem Element. Noch auffälliger sei es, daß die weitere Entwicklung sich normal vollziehe. „Man ist herechtigt, sich zu fragen, ob nicht doch ein Chromosom von Ascaris univalens den beiden Chromosomen der Rasse bivalens entspräche.“ Die Annahme, daß es sich nur um die Verdoppelung des einen Chromosoms der Rasse univalens durch Längsspaltung bei der Rasse bivalens handle, erweckt auch der Anblick der Victor Herla'schen Figuren[6]). Daß es von dem einen Chromosom der Rasse univalens heißt, es sei etwas kleiner[7]) als die beiden Chromosomen der Rasse bivalens einzeln genommen, ändert nichts an meiner Deutung. Denn erstens ist dieser Größenunterschied nicht bedeutend, zweitens kann er doch nur die Schlußfolgerung bekräftigen, daß es sich bei dieser Chromosomenvermehrung nicht um eine Querteilung handeln könne. Von Interesse würde es sein, das Verhalten der Gonotokonten solcher drei-

1) Diese Bezeichnung führte Oskar Hertwig ein. Vergleiche der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Archiv f. mikr. Anat. 1890, Bd. XXXVI, pag. 6.

2) Ebenda, Taf. I—III.

3) Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala. Archiv für mikr. Anat. 1893, Bd. XLII, pag. 153 ff., Taf. XI—XIII.

4) Auf die Arbeiten von Alice M. Boring und Th. Boveri, denen ein fünftes bzw. drittes kleines Chromosom bei Ascaris megalocephala begegnete, kann ich nur hinweisen. Beide Arbeiten sind im 1. Hefte des IV. Bandes des Archivs für Zellforschung veröffentlicht.

5) Étude des variations de la mitose chez l'Ascaride mégalocéphale. Arch. de Biol. publ. par Ed. van Beneden et Ch. van Bambeke 1893, Tome XIII, pag. 493 et 494.

6) Ebenda, Taf. XVI u. XVII, Fig. 36 ff.

7) Vgl. hierzu im besondern Raffaello Zoja, Sulla indipendenza della cromatina paterna e materna nel nucleo delle cellule embrionali. Anat. Anzeiger 1895, Bd. XI, pag. 289.

chromosomigen Würmer bei der Reduktionsteilung zu kennen. Entsprechend den in diesem Aufsatz entwickelten Vorstellungen würde ich erwarten, daß die Reduktionskernplatte einen Geminus und ein ungepaartes Chromosom aufweist. Die etwas verschiedene Größe der von den beiden Rassen abstammenden Chromosomen könnte aber vielleicht die Entscheidung gestatten, ob die beiden Chromosomen im Geminus stets derselben Rasse zugehören, oder ob sie stets aus einem Chromosom der univalenten und einem der bivalenten Rasse zusammengesetzt sind, oder ob beide Möglichkeiten sich einstellen können.

Andererseits führt auch Ascaris megalocephala univalens, somit die Rasse mit zwei Chromosomen im befruchteten Ei, während der Furchung dieses Eies den Vorgang einer Vermehrung der Chromosomen durch Querteilung ganz unvermittelt vor. Denn von den beiden Blastomeren, welche der erste Teilungsschritt des befruchteten Eies liefert[1]), beharrt nur die eine Blastomere bei ihren zwei Chromosomen, während in der anderen die mittleren Abschnitte der beiden Chromosomen in eine große Zahl kleiner Chromosomen zerfallen. Alle Zellen, die aus diesen beiden Blastomeren hervorgehen, haben Kerne mit entsprechend kleinen Chromosomen aufzuweisen. Von der Blastomere, die ihre zwei langen Chromosomen behielt, wird durch jeden weiteren Teilungsschritt eine Zelle mit zwei langbleibenden Chromosomen geliefert und eine andere, die durch Querteilung dieser Chromosomen für sich und ihre Abkömmlinge die erhöhte Zahl der kurzen Chromosomen adoptiert. Die mit kleinen Chromosomen versehenen Zellen bauen das Soma des Tieres auf, die mit großen Chromosomen versehenen stellen die Bahn dar, die zur Urgeschlechtszelle führt, aus der durch lauter gleichartige Teilungen die Oocyten oder Spermatocyten hervorgehen. — Der Chromosomenreichtum der Kerne von Ascaris lumbricoides legt es nahe, sie aus chromosomenärmerem Ursprung abzuleiten. Die Kerngrößen überbieten bei Ascaris lumbricoides jene der Ascaris megalocephala nicht[2]).

In einer Anmerkung auf pag. 6 des 5. Heftes seiner Zellenstudien[3]) wirft Th. Boveri die Frage auf, ob nicht auch bei Echinus

1) Vgl. Victor Herla, ebenda, pag. 484 ff.; besonders aber Th. Boveri in: Die Entwicklung von Ascaris megalocephala mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Festschrift für Kupfer, 1899, pag. 383.

2) Vgl. die Abbildungen der Taf. IV für Ascaris lumbricoides bei Th. Boveri, Zellenstudien, Heft 1: Die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris megalocephala und Ascaris lumbricoides, 1887, mit jenen der Taf. I—III derselben Arbeit, die sich auf A. megalocephala beziehen.

3) Über die Abhängigkeit der Kerngröße und Zellenzahl der Seeigellarven von der Chromosomenzahl der Ausgangszellen, 1905.

microtuberculatus zwei Varietäten vorkämen, von denen die eine doppelt so viel Chromosomen besitze wie die andere. Denn Th. Boveri hatte 1902, gleichzeitig mit N. M. Stevens, 36 Chromosomen für die diploiden, 18 für die haploiden Kerne des betreffenden Seeigels festgestellt, während ihm dieselbe Art 1888 nur 18 und 9 Chromosomen dargeboten hatte. Da sich Th. Boveri nicht darüber äußert, ob mit der beobachteten Zahlendifferenz auch Größenunterschiede der Chromosomen und Kerne verbunden waren, entsprechende Figuren für den Vergleich aber fehlen, so läßt sich die Frage, ob Längs- oder Querteilung diese Chromosomenvermehrung verursachte, zunächst nur aufwerfen.

Im übrigen haben, wie Th. Boveri hervorhebt[1]), die von verschiedenen Forschern vorgenommenen Zählungen von Chromosomen in Seeigelkeimen große Übereinstimmung ergeben. Kleine Schwankungen möchte Th. Boveri auf kaum zu vermeidende Fehler bei der Zählung zurückführen. Bei Pflanzen haben wir als Ursache eines verschiedenen Ausfalls der Zählungen auch unvollkommene Chromosomentrennungen während der Karyokinese erkannt.

Aus Valentin Häcker's Übersicht[2]) entnehme ich, daß Julin in den Oocyten einer Ascidie (Styelopsis) bald 8, bald 4 Chromosomen gezählt hat; Stevens bei der Eireifung von Planaria bald 6, bald 3, bald Mittelzahlen, Ancel bei Helix pomatia 24 Chromosomen dort, wo andere Autoren 48 fanden; V. Grégoire und W. Deton 8 Chromosomen in den somatischen Kernen von Ophryotrocha puerilis, für welche E. Korschelt 4 angab. Aus dem Vergleich der Figuren bei Grégoire-Deton[3]) und Korschelt[4]) scheint es mir, als wenn das letzte Beispiel hier aus der Aufzählung eliminiert werden müßte und es sich in beiden untersuchten Fällen übereinstimmend um 8 Chromosomen in den diploiden und um 4 in den haploiden gehandelt hätte. Doch auf alles das sei hier eben nur hingewiesen.

Die von V. Häcker zusammengestellten Angaben über schwankende Chromosomenzahlen beim Kaninchen, bei einem Acridier, einem Hemipteren, bei Forficula, beim Menschen möchte ich, bis auf weiteres, den Schwankungen anreihen, wie sie mir bei unvollkommener Chromosomensonderung während der Karyokinese in einer ganzen Anzahl von

---

1) Ebenda, pag. 6.

2) A. a. O. pag. 38.

3) Contribution à l'étude de la Spermatogénèse dans l'Ophryotrocha puerilis. „La Cellule" 1906, Tome XXIII, pag. 435.

4) Über Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1895, Bd. LX, pag. 543.

Pflanzen, besonders denen, die ich in den letzten Jahren kennen lernte, entgegentraten. Auf solche unterbliebene Trennungen von Chromosomen möchte auch Emil Godlewski jun.[1]) die Erscheinung zurückführen, daß ihm Synkarionten, die er künstlich durch CO_2 in Echinuskeimen erzielt hatte, gelegentlich weniger, doch größere Chromosomen zeigten, als theoretisch, nach der Zahl der im Synkarion vertretenen Kerne, zu erwarten war. Emil Godlewski jun. beobachtete unter solchen Umständen auch wohl mehrpolige Mitosen, durch welche die Chromosomen der Riesenkerne gleichzeitig auf mehrere kleinere Kerne verteilt wurden. Er erblickt darin einen Regulationsvorgang, der zur Herabsetzung der Chromosomenzahl dient. Mir ist ein Regulationsvorgang dieser Art in analogen Fällen, so an den Synkarionten der chloralisierten Erbsenwurzeln, nicht begegnet, wohl aber sind mehrpolige Kernspindeln in solchen Tapetenzellen von Antheren, bei welche Synkarionten in Teilung eintreten, eine nicht eben seltene Erscheinung. Zuerst, und zwar schon vor langen Jahren, fielen mir dreipolige Kernspindeln in den protoplasmatischen Wandbelegen angiospermer Embryosäcke auf[2]). Sie verkörpern dort die Neigung der drei haploiden Kerne, die in jedem Endospermkern vertreten sind, zur Trennung.

Weiter möchte ich hier noch zu erwägen geben, ob nicht auch Größenunterschiede der Chromosomen, wie sie das Tierreich vielfach aufweist, sich in bestimmten Fällen phylogenetisch aus Querteilungen einer Anzahl der ursprünglich gleich großen Chromosomen ableiten ließen. Daß eine solche Ausnahme für gewisse Pflanzen sehr wahrscheinlich ist, haben wir gesehen; für das Tierreich kann ich sie nur als Frage aufwerfen.

Im Jahre 1906 hat Thomas H. Montgomery jun. in seiner Arbeit „Chromosomes in the Spermatogenesis of the Hemiptera Heteroptera“[3]) eine Zusammenstellung aller bis dahin vorhandenen Angaben über Chromosomenzahlen im Tierreich gegeben, in der man nach Anknüpfungspunkten für Vergleiche unter diesen Zahlen suchen könnte. — Bei der Crustaceengattung Cyclops, deren Arten durch verschieden viele Chromosomen in ihren Kernen ausgezeichnet sind, hat Hermann Braun[4])

1) Plasma und Kernsubstanz in der normalen und der durch äußere Faktoren veränderten Entwicklung der Echiniden. Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen 1908, Bd. XXVI, pag. 321, dann Fig. 19 u. 16, Taf. IV. Außerdem: Das Vererbungsproblem usw. 1909, pag. 141 u. 137.

2) Zellbildung und Zellteilung, 3. Aufl., 1880, pag. 18.

3) Transactions of the American Philosophical Society, N. S., Vol. XXI, Part III, pag. 153.

4) Die spezifischen Chromosomenzahlen der einheimischen Arten der Gattung Cyclops. Archiv f. Zellforschung 1909, Bd. III, pag. 449.

derartige Vergleiche bereits angestellt, und zwar vornehmlich im Dienste der Systematik. Es zeigte sich, daß bei den Cyclopiden parallel mit der stufenweisen Umbildung einzelner Organe auch eine Abnahme der Chromosomenzahl geht, daß die höchstentwickelten Formen die größte, die am meisten spezialisierten Arten die kleinste Chromosomenzahl aufweisen. Die unreduzierte Chromosomenzahl bewegte sich bei den von Hermann Braun untersuchten einheimischen Cyclops-Arten zwischen 6 und 22. Die wenigsten Chromosomen führte Cyclops gracilis, die meisten Cyclops strenuus und insignis. Die Kernbilder, die Hermann Braun bei derselben Vergrößerung zeichnete und in zwei Tafeln zusammenstellte[1]), zeigen nicht unbedeutende Größenunterschiede, so zwar, daß die mit den zahlreichsten Chromosomen versehenen Kerne sich auch als die größten erweisen. Die Form und Größe der einzelnen Chromosomen ladet sehr zu Vergleichen ein, die aber nur auf Grund einer dieses Ziel eigens verfolgenden Untersuchung vorgenommen werden könnten.

In ähnlicher Weise regen auch die von W. B. von Baehr[2]) in seiner Arbeit über vivipare Amphibien angeführten, zwischen 6 und 20 sich bewegenden Chromosomenzahlen[3]) und die von ihm hierzu veröffentlichten Bilder[4]) zu Gegenüberstellungen an, auf die hier nur hingewiesen sei.

Einige Ergebnisse dieses Aufsatzes seien nunmehr zusammengefaßt:

Hohe Chromosomenzahlen können nachweisbar die Folge der Vermehrung ganzer Chromosomen sein und ein Organismus dadurch polyploid werden.

Statt haploider Gametophyte und diploider Sporophyte kommen dann diploide Gametophyte und tetraploide Sporophyte, oder selbst noch höhere Chromosomensätze, einem gegebenen Organismus in seinem Generationswechsel zu.

Solche Vermehrung der Chromosomensätze muß auf mitotische Kernteilung zurückgeführt werden, die entweder nicht bis zur Trennung der Tochterkernanlagen fortschritten oder von einer Wiedervereinigung der Tochterkerne gefolgt wurden.

---

1) Taf. XXIV und XXV des genannten Bandes des Archivs f. Zellforschung.

2) Die Oogenese bei einigen viviparen Aphididen und die Spermatogenese von Aphis saliceti, mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse. Archiv f. Zellforschung 1909, Bd. III, pag. 269.

3) Ebenda, pag. 284.

4) Taf. XII—XV.

Die Vervielfältigung des Chromosomensatzes geht also von Längsspaltungen aus, die gleichwertige Produkte schaffen und die Zahl der homologen Chromosomen, bzw. auch Erbeinheiten im Kern entsprechend vermehren.

Die Wahrscheinlichkeit spricht dafür, daß der Ort eines solchen Vorgangs das befruchtete, noch ungeteilte Ei ist.

Die Vermehrung der Chromosomensätze äußert sich sichtbar in den Kernen durch ihre Größenzunahme und bedingt auch eine entsprechende Größenzunahme der Protoplasten.

Auch in mehr als diploiden Kernen der Sporophyte sind die homologen Chromosomen nur paarweise gruppiert, so nicht zu Vierlingen bei Tetraploidie. In den triploiden Kernen des Endosperms der Angiospermen gibt es gepaarte und ungepaarte Chromosomen.

So auch finden sich in den Gonotokonten polyploider Gewächse stets nur Gemini, nie aber Komplexe von mehr als zwei Chromosomen als Elemente der Reduktionskernplatte vor.

In den triploiden Kernen des Sporophyts eines Bastards, der aus einem haploiden und einem diploiden Geschlechtsprodukt entstand, gibt es paarweise Gruppierungen und Einzelchromosomen. Nicht minder weisen die Gonotokonten eines solchen Bastards bei der Reduktionsteilung Gemini und ungepaarte Chromosomen auf.

Aus einem näheren Studium des Wesens aller dieser Paarungen scheint hervorzugehen, daß sie auf einer Anziehung unter homologen Chromosomen beruhen. Diese Homologie, und nicht der väterliche und mütterliche Ursprung, dürfte über die Bildung der Paare bestimmen, es daher bei polyploiden Organismen auch möglich sein, daß ein Paar aus zwei homologen Chromosomen bestehe, die demselben Geschlechtsprodukt entstammen.

Eine Vermehrung des Chromosomensatzes hat vielfach zu Ooapogamie geführt.

Doch gibt es auch Ooapogamie ohne Chromosomenvermehrung, die andere Ursachen hat.

Nicht immer sind hohe Chromosomenzahlen die Folge einer Vervielfältigung des Chromosomensatzes durch Längsspaltungen. Sie können auch auf Querteilung der Chromosomen beruhen.

Solche Chromosomenvermehrung hat keine Größenzunahme des Kerns im Gefolge. Sie kann zu Unterschieden der Chromosomengröße in den Kernen führen.

Geschlechtsverlust dürfte sie nicht veranlassen.

Vermehrung des Chromosomensatzes durch Längsspaltung und Querteilungen mögen unter Umständen zusammengewirkt haben, um ein bestimmtes Endergebnis hervorzubringen.

Die zoologische Literatur weist auf manche analoge Vorgänge, wie die hier geschilderten, im Tierreiche hin.

Aus der Fortsetzung der Élie und Émile Marchal'schen Versuche mit Laubmoosen, in der Nr. 12 von 1909 des Bulletin de la classe des sciences der Brüsseler Akademie, die soeben in meine Hände gelangt, geht die interessante Tatsache hervor, daß die durch künstliche Sprossung aus Sporophyten der Laubmoose gewonnenen Gametophyten mit vervielfältigter Chromosomenzahl, betreffs ihrer Kern- und Zellgrößen und ihrer geschlechtlichen Fortpflanzung, sich nicht anders als solche höher organisierter Pflanzen verhalten, bei welchen die Vervielfältigung der Chromosomenzahl auf phylogenetischem Wege erfolgte.

Erklärung der Abbildungen zu Tafel VI.

Sämtliche Figuren sind nach Mikrotomschnitten mit Hilfe des Zeichenprisma entworfen. Als Fixierungsmittel diente Alkohol, oder Alkohol-Eisessig, oder Chromosmiumessigsäure. Die Färbung wurde mit Eisenhämatoxylin vorgenommen.

Fig. 1. Medianer Längsschnitt durch den Fruchtknoten und die Samenanlage von Wikstroemia indica. Vergr. 32.

Fig. 2. Ebensolcher Längsschnitt durch Wikstroemia canescens. Vergr. 32.

Fig. 3—5. Wikstroemia canescens, und zwar in Fig. 3 und 4 Pollenmutterzellen, in Fig. 3 die Reduktionskernspindel in Seitenansicht, in Fig. 4 die Kernplatte in Polansicht zeigend; in Fig. 5 eine Nucellarzelle mit Kernspindel. Vergr. 1600.

Fig. 6—9. Wikstroemia indica, und zwar Pollenmutterzellen, in Fig. 6 und 7 die Reduktionskernplatte in Polansicht, in Fig. 8 die Reduktionskernspindel in Seitenansicht, in Fig. 9*a* und *b* den oberen und den unteren der beiden durch Teilung der Reduktionskernplatte erzeugten Tochterkernanlagen, d. h. die Anaphase der Reduktionsteilung, zeigend. Vergr. 1600.

Fig. 10 und 11. Galtonia candicans, und zwar Kernplatten von Endospermkernen aus dem Wandbelag von Embryosäcken, in Polansicht. Vergr. 1600.

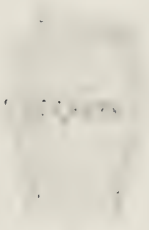
Fig. 12. Drosera longifolia × rotundifolia, und zwar eine Kernplatte aus dem Sporophyt, in Polansicht. Vergr. etwa 3000. Nach O. Rosenberg.

Fig. 13 und 14. Oenothera lata × gigas, und zwar in Fig. 13 eine Kernplatte aus den mittleren Zellagen der Antherenwandung, in Polansicht, in Fig. 14 die Reduktionskernspindel einer Pollenmutterzelle in Seitenansicht. Vergr. der Fig. 13 über 1500, der Fig. 14 über 2250. Nach R. R. Gates.

1.

3.

4.

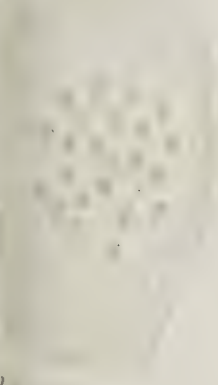


5.

2.

7.

8.



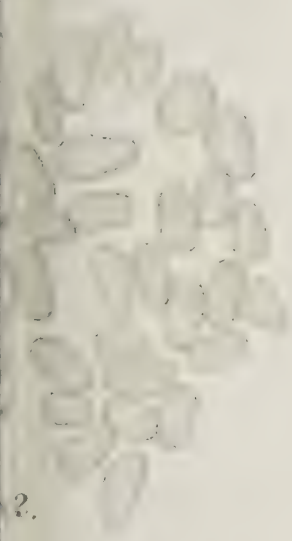
9a.

9b.

10.

11.

14.



12.

13.

12 F. Strasburger gez. Fig. 1 nach J. Rosenberg, Fig. 7 bis 11 nach E. R. Sykes.

E. Laue, Lith. Inst. Berlin.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Können Bromeliaceen durch die Schuppen der Blätter Salze aufnehmen?

Von **K. Aso**, Tokio.

(Mit 5 Abbildungen im Text.)

Tropische Pflanzen, welche ganz in der Luft vegetieren, sind darauf angewiesen, die Nährstoffe aus der Luft aufzunehmen. W. Schimper[1]) hatte schon ausgeführt, daß die Aufnahme von Wasser und die darin aufgelösten Nährstoffe in den Körper von Tillandsia durch ganz charakteristisch gebaute Schuppenhaare bewirkt wird. C. Mez[2]) hat aufgestellt, daß die einzelnen Schuppen der Tillandsia gleichsam als Pumpen wirken und das Wasser in den Körper der Pflanzen überführen können, aber es wurde bis jetzt kein positiver Versuch über die Aufnahmefähigkeit von Salzen durch die Schuppen solcher Pflanzen ausgeführt. In dieser Richtung habe ich nun einige Versuche mit Ananas und anderen Pflanzen gemacht.

Ananas sativus.

Drei Blätter, ungefähr 20 cm lang, wurden von einer Ananaspflanze abgeschnitten. Zwei Blätter wurden mit einer Mischung von Colophonium und Wachs an den Schnittflächen verschlossen, während das dritte ganz frei gelassen wurde. Diese drei Blätter wurden in ein Glas, enthaltend 0,3%ige Lithiumnitratlösung, etwa 10 cm tief hineingestellt. Die Erneuerung dieser Lösung fand dreimal statt und jedesmal wurden die Blätter herausgenommen, oberflächlich abgetrocknet und wieder hineingestellt, um die Lösung durch die Imbibitionskraft besser in die Blätter hineindringen zu lassen. Nach einer Woche wurden die oberen Teile der Blätter, welche von der Lösung gar nicht benetzt worden waren, abgeschnitten und spektroskopisch geprüft, wobei sich eine schwache Reaktion bei den Blättern mit offener Schnittfläche einstellte, während bei den Blättern mit verschlossener Schnittfläche die Lithiumlinie nicht scharf hervortrat.

Ein ähnlicher Versuch wurde mit 5—8 cm langen jungen Blättern einer Ananasfrucht ausgeführt und wesentlich das gleiche Resultat erhalten. Um weiter die Nitratreaktion bei den mit Lithiumnitrat behandelten Pflanzen zu versuchen, wurden die Spitzen ebensolcher Blätter zerrieben und mit etwas Wasser extrahiert. Die Filtrate ergaben mit Diphenylaminschwefelsäure bei den Blättern mit offener

1) Bot. Mitteil. a. d. Tropen, II (1888), pag. 66 ff.
2) Jahrbücher f. wissenschaftl. Botanik 1904, Bd. XL, Heft 2.

Schnittfläche eine Spur Nitratreaktion, aber bei den Blättern mit verschlossener Schnittfläche keine.

Ein weiterer Versuch mit denselben Blättern geschah mit Ferrocyankaliumlösung statt der Lithiumnitratlösung. 5 cm lange Blattstücke wurden in der oben angegebenen Weise vorbehandelt und in 0,3 %ige Ferrocyankaliumlösung hineingesetzt. Nach 4 Tagen wurden die oberen Teile dieser Blätter abgeschnitten und verschiedene Fraktionen derselben an den Schnittflächen mit verdünnter Eisenchloridlösung bestrichen. Diese Prüfung ergab bei den verschlossenen Blättern keine Reaktion, aber deutlich trat die Färbung von Berlinerblau bei den nicht verschlossenen Blättern hervor.

Ein weiterer Versuch mit Ananaspflanzen in einem Topf wurde in veränderter Weise ausgeführt. Auf die untersten Teile einiger Blätter wurde Watte, die mit einer Lösung von 3 ‰ Lithiumnitrat befeuchtet war, gelegt. Außerdem wurde die untere Hälfte fünfmal, jeden dritten Tag, mit einem Pinsel befeuchtet, welcher in Lithiumlösung getaucht war. Am 16. Juli wurden die oberen Hälften der Blätter abgeschnitten und mittelst Spektralanalyse bei den mit Watte behandelten Blättern eine Spur, bei den Kontrollblättern aber keine Lithiumlinie gesehen. Die Prüfung mit Diphenylaminschwefelsäure fiel überall negativ aus.

Es folgt aus diesen Beobachtungen, daß die Ananasblätter durch ihre Schuppen Lithium höchstens in sehr geringen Spuren aufnehmen können.

Es war von weiterem Interesse, das Verhalten anderer Bromeliaceen in dieser Richtung zu untersuchen.

Pitcairnia imbricata.

Mit dieser Pflanze wurden die Watteversuche in derselben Weise wie bei der Ananas ausgeführt; die erhaltenen Resultate waren ganz ähnlich wie bei jener.

Nidularia purpurea.

Zwei 20 cm lange Blätter wurden abgeschnitten und ein Blatt mit der Mischung von Colophonium und Wachs verschlossen und in 0,3 %ige Lithiumnitratlösung eingesetzt. Nach 7 Tagen ergab die Spektralanalyse beim verschlossenen Blatt nur Spur Reaktion, beim nicht verschlossenen aber deutlich.

Tillandsia usneoides.

Diese eigentümliche tropische Luftpflanze bildete ein sehr gutes Material für unseren Zweck. Die mittleren Teile einer 50 cm langen

Pflanze wurden mit dem gebogenen Stengel in eine 0,3 %ige Lithiumnitratlösung eingesetzt. Nach 5 Tagen verwendete man die verschiedenen Teile der Pflanze zur Spektralanalyse, wobei die Spitzenteile Spuren, die nächstliegenden oberen Teile aber eine sehr scharfe Lithiumlinie im Spektralapparat zeigten.

Es erfolgt aus diesem Versuch, daß Lithiumnitrat und jedenfalls auch andere ähnliche Salze durch die Schuppen der Blätter in den Körper der Tillandsia eindringen können. Tillandsia unterscheidet sich somit wesentlich von Ananas.

Um die Schuppenstruktur der Tillandsia mit denen anderer Bromeliaceen zu vergleichen, wurden mikroskopische Untersuchungen ausgeführt, wobei sich bei den Schuppen von Tillandsia ein sehr regelmäßiger, bei denen von Ananas aber ein unregelmäßiger Bau ergab, wie folgende Abbildung veranschaulicht.

Aus diesen Beobachtungen folgt, daß bei Ananas die Schuppen jedenfalls nur die Regulierung des Wasserbedürfnisses besorgen, während bei Tillandsia, welche ganz in der Luft lebt, die Schuppen auch mit Fähigkeit ausgerüstet sind, Salze aus dem Staub durch Vermittelung des Regens aufzunehmen.

Ich spreche hier Herrn Geheimen Hofrat Prof. Dr. Goebel meinen wärmsten Dank für seine vielfache Anregung aus.

Pflanzenphysiol. Institut München.

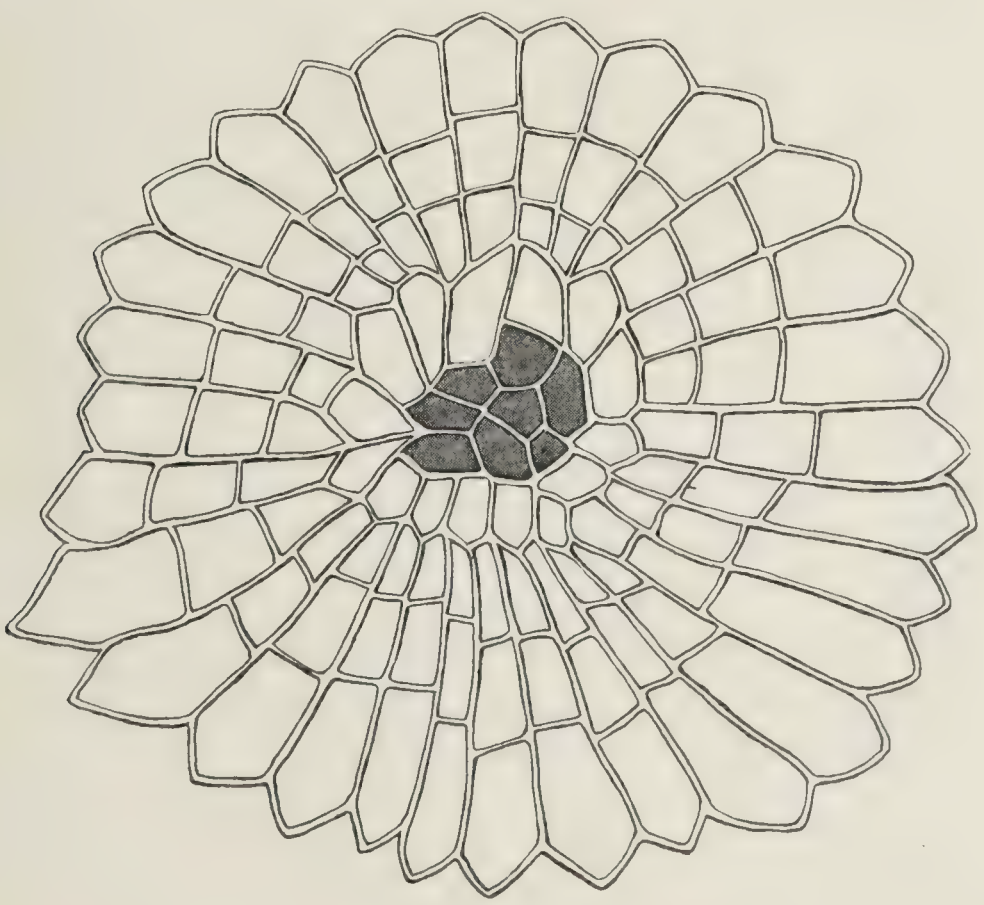


Fig. 1.
Schuppe vom alten Ananasblatt. Vergr. 390 : 1.

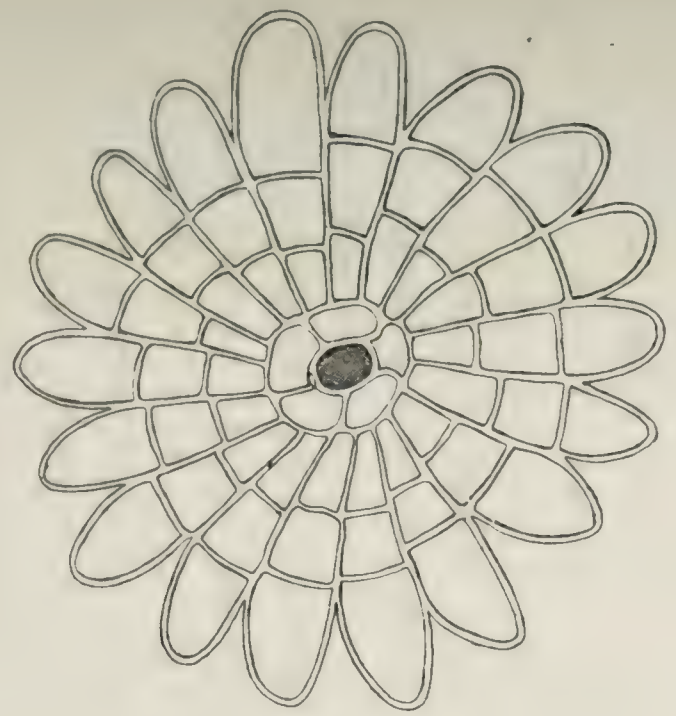


Fig. 2.
Schuppe vom jungen Ananasblatt.
Vergr. 390 : 1.

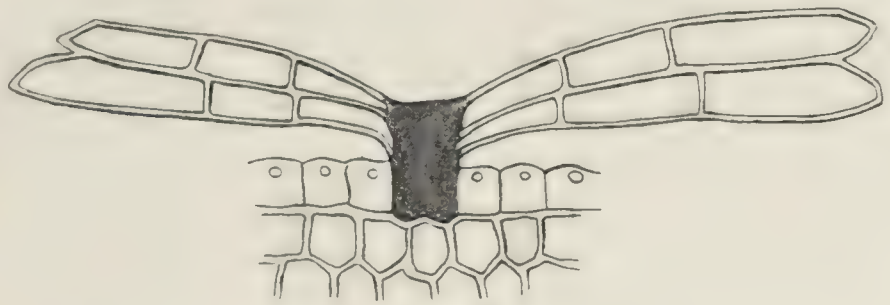


Fig. 3.
Querschnitt der Schuppe vom jungen Ananasblatt.
Vergr. 390 : 1.

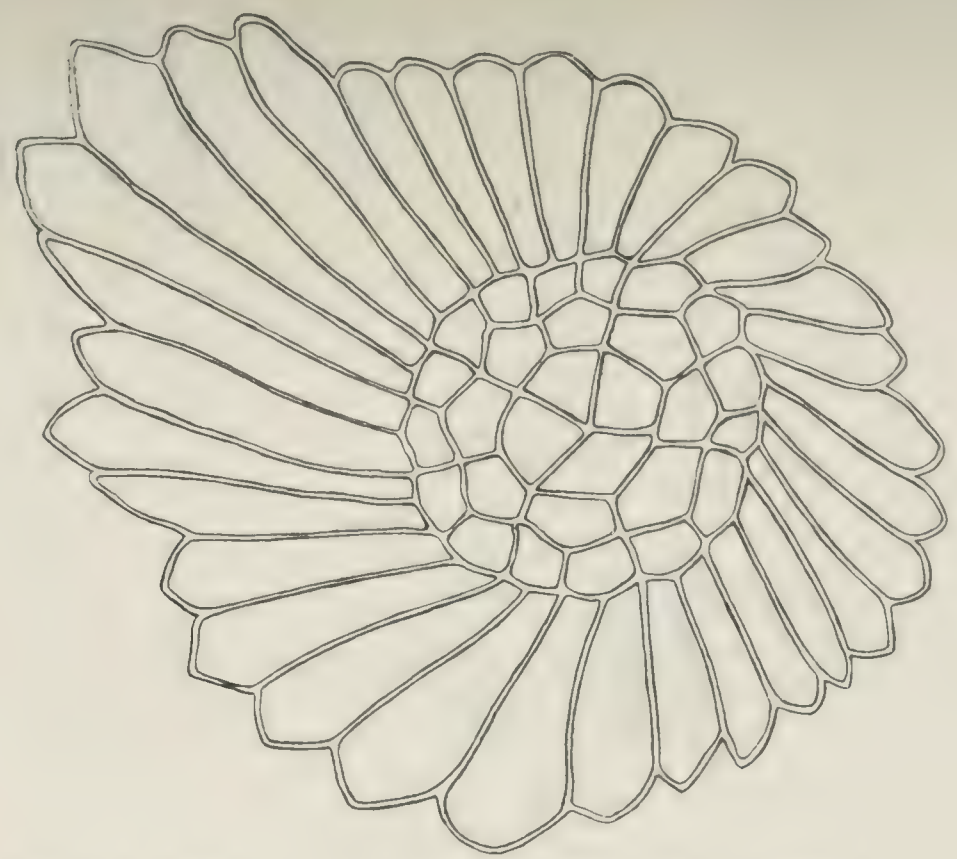


Fig. 4. Schuppe von Tillandsia. Vergr. 280 : 1.

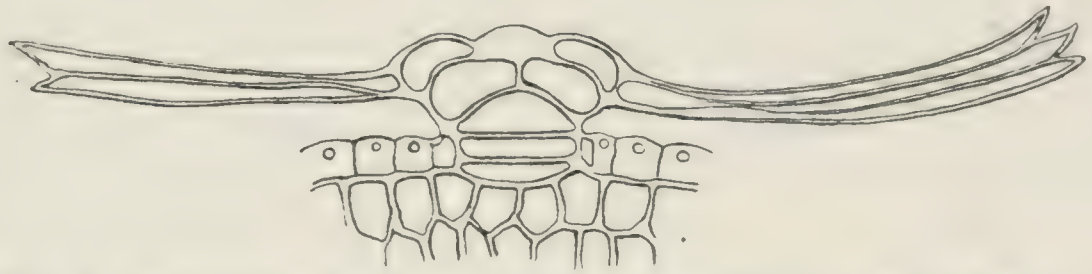


Fig. 5. Querschnitt der Schuppe von Tillandsia. Vergr. 280 : 1.

Beiträge zur Physik der Transpiration.

Von **O. Renner.**

(Mit 25 Abbildungen im Text.)

Die im folgenden mitgeteilten Studien gingen aus von dem Problem der eingesenkten Spaltöffnungen. Nach Abschluß dieser Untersuchung stellte sich die Notwendigkeit heraus, einzelne Ergebnisse der denkwürdigen Arbeiten zu prüfen, in denen Brown und Escombe die Grundlagen für alle exakte Transpirationsforschung geschaffen haben. So sollten eigentlich zunächst die Elemente der Transpiration des Laubblattes ohne die Komplikation, wie sie in den eingesenkten Spaltöffnungen auftritt, dargestellt werden. Die Behandlung der modifizierten Spaltöffnungsapparate führt aber auf bequeme Weise in den Kreis der Vorstellungen ein, die noch keineswegs Gemeingut der Physiologen geworden zu sein scheinen, und deshalb soll der Stoff in der Anordnung gegeben werden, wie er sich bei der Bearbeitung geordnet hat.

Bei der Deutung anatomischer Daten wird durchweg die Rede nur davon sein, wie die gegebenen Einrichtungen nach bekannten physikalischen Gesetzen notwendig wirken müssen. Worauf es mit einem Moment der Gestaltung „abgesehen" ist, scheint mir kein Problem, weil die Frage sich außerhalb jeder möglichen Erfahrung bewegt. Auch müßte mit der Zulassung der Fragestellung die Möglichkeit supponiert werden, daß mit der Bildung eines morphologischen Elements eine Leistung „angestrebt" sei, die das Organ zu verwirklichen aus physikalischen Gründen nicht imstande ist. Und damit wäre der unfruchtbarsten Phantasterei Tür und Tor geöffnet.

Meinem Vetter Dr. H. Degenhart möchte ich auch an dieser Stelle danken für die Bereitwilligkeit, mit der er mir in mathematischen Fragen seinen Rat geliehen hat.

1. Orientierung über die xerophilen Spaltöffnungsapparate.

Seitdem Pfitzer (1870) erkannt hat, in welcher Weise durch die Einsenkung der Spaltöffnungen unter das Niveau der Epidermis und durch die Auskleidung der tiefen Atemhöhle mit einer Cuticula („Schutzzellen" der Restionaceen) die Transpiration beeinflußt wird, ist in der Literatur von diesen Einrichtungen viel die Rede, und zwar wie von Dingen, deren physikalische Bedeutung durchaus klar liegt. Und doch zeigt die Darstellung dieser Verhältnisse, wo sie einigermaßen ausführlich gegeben ist, meistens, daß die physikalischen Bedingungen der xerophil ausgestatteten Spaltöffnungsapparate nicht ganz richtig erfaßt sind.

Von den eingesenkten Spaltöffnungen, die zunächst behandelt werden sollen, schreibt Pfitzer (pag. 571): „Es scheint mir klar, daß die Verdunstung stärker sein muß, wenn die Zwischenzellräume durch die Stomata unmittelbar mit der Atmosphäre in Berührung stehen, als wenn zwischen beide noch ein verhältnismäßig umfangreicher, nach außen nur mit einer engen Längsspalte sich öffnender Raum eingeschaltet ist. Der letztere wird fortdauernd mit feuchter Luft erfüllt sein und dadurch der Einfluß, den plötzliche große Trockenheit der Atmosphäre auf das blattgrünführende Gewebe äußern könnte, gemildert werden. Während das aus freiliegenden Spaltöffnungen austretende Wassergas sogleich sich in der Masse der umgebenden Luft verteilt nnd der Pflanze als Gas keinen Nutzen mehr bringen kann, wird es bei den genannten Restionaceen in den bedeckten Vorhöfen lange festgehalten und hindert durch seine Anwesenheit weiteren Verlust.“ (Daß bei den Restionaceen, von denen Pfitzer spricht, die äußeren Vorräume der Spaltöffnungen zu Längsrinnen zusammenfließen, ist nicht von Belang.) Pfitzer ist demnach der Meinung, daß die Einsenkung der Spaltöffnungen unter allen Umständen, nicht nur bei gewissen Bewegungszuständen der umgebenden Luft, auf die Diffusion deprimierend wirkt. Die späteren Autoren seit Tschirch (1881, pag. 175) betonen demgegenüber meistens einseitig das Prinzip des „windstillen Raumes“. Volkens z. B. (1887, pag. 49) spricht, wogegen nichts einzuwenden ist, zuerst von der „Tendenz, die Verdunstung im allgemeinen und die der Schließzellen insbesondere dadurch zu beschränken, daß der trockenen atmosphärischen Luft der Zutritt zur Zentralspalte gehindert und um sie her, speziell also dort, wo die Membran der Schließzellen am dünnsten ist, ein dauernd dampfgesättigter Raum geschaffen werde.“ Der hier ausgesprochene, merkwürdigerweise nirgends sonst in der Literatur aufgenommene Gedanke, daß die cuticulare Transpiration der Schließzellen selbst beeinflußt werden muß, drängt sich bei genauerer Betrachtung des Problems auf; wir werden später darauf zurückkommen. Aber die Präzisierung seiner Auffassung gibt Volkens mit den anschließenden Worten: „Über bzw. unter der Zentralspalte Windstille herstellen, das ist es, worauf in letzter Instanz alles ankommt.“ (Für den Raum unter der Zentralspalte, d. h. für die Atemhöhle, um diesen Punkt gleich zu erledigen, kann das von vornherein nicht zutreffen, weil hier immer Windstille herrscht.) Ebenso sieht Haberlandt (1904, pag. 408) die Bedeutung der Einsenkung darin, daß sich „über der Spaltöffnung ein mit Wasserdampf erfüllter Hohlraum“ befindet, „worin sozusagen Windstille herrscht, wenn über die Blattfläche ein Luftstrom hinstreicht.“ Sogar Brown und

Escombe, die das Problem der eingesenkten Spaltöffnung nur in einer Anmerkung (1900, pag. 276) streifen, weisen nur auf diese Form der Beeinflussung hin. Burgerstein, der Monograph der Transpiration (1904, pag. 211) verzichtet ganz darauf, die Deutung der Einsenkung als eines Transpirationsschutzes zu motivieren, ebenso Holtermann (1909, pag. 91).

Tatsächlich ist Pfitzer mit seiner allgemeineren Fassung im Recht. Auch in stiller Luft muß die Diffusionskapazität einer eingesenkten Spaltöffnung gegenüber der einer gewöhnlichen vermindert sein. Und die Wirkung der Einsenkung bei Wind ist damit nicht erschöpft, daß über der Spalte Ruhe hergestellt wird. In diesem Sinn spricht sich, als der einzige nach Pfitzer, Pfeffer aus (1897, pag. 177), indem er die Verhältnisse knapp und klar darstellt durch den Satz: „Es ist einleuchtend, daß die Einsenkung der Spaltöffnungen, insbesondere wenn ein Vorhof mit engem Ausführungsgang hinzukommt, die der Bewegung von Gasen und Dämpfen entgegenstehenden Widerstände steigert."

Wenn wir die Ausgabe von Wasserdampf aus dem Blatt als einen Diffusionsvorgang betrachten, wie es seit langem geschieht, so ist die Menge des durch die Spalte strömenden Dampfes unter anderem direkt proportional dem Diffusionsgefälle. Das Diffusionsgefälle ist einerseits abhängig von der Differenz zwischen dem Partialdruck des Wasserdampfs in den Interzellularen und der Dampfspannung in der umgebenden Atmosphäre und andererseits von der Entfernung zwischen den Punkten maximaler und minimaler Spannung. Ist die Temperatur in allen Teilen des Systems die gleiche, so ist die Dichtigkeit, das spezifische Gewicht des Dampfes proportional seiner Spannung. Bei wechselnder Temperatur hat aber der wärmere Dampf bei gleicher Dichtigkeit höhere Spannung, und diese letztere ist für die Diffusionsbewegung maßgebend.

Die Fig. 1 stellt diese Beziehung graphisch dar. An der Öffnung A der zylindrischen Röhre hat der Dampf den Druck p_2, an der Mündung B bzw. C den geringeren Druck p. Innerhalb der Diffusionsröhre nimmt der Druck stetig ab. Werden also in dem beigegebenen Koordinatensystem die Drucke auf der Ordinate, die Entfernungen der zugehörigen Punkte von der Öffnung A auf der Abszisse abgetragen, so wird der Druckabfall innerhalb der Röhre, wenn diese die Länge A B hat,

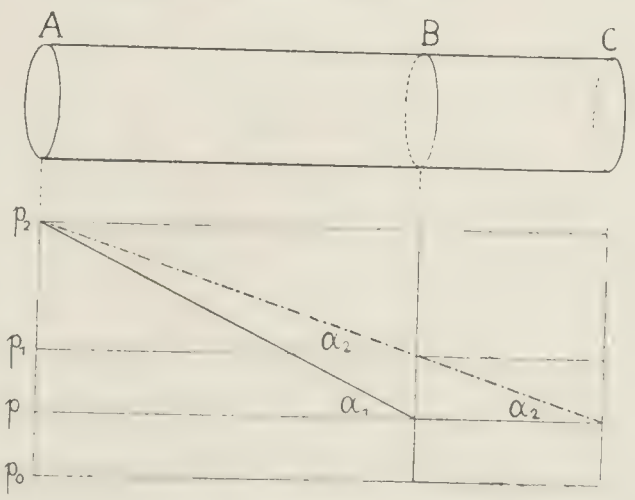


Fig. 1.

durch die ausgezogene Gerade, bei der Länge AC der Röhre durch die gestrichelte Gerade dargestellt. Man sieht, wie der Winkel α und damit das Druckgefälle bei zunehmender Länge der Röhre abnimmt, während die Druckdifferenz $p_2 - p$ unverändert bleibt. Die Geschwindigkeit des Diffusionsstroms und damit die Menge des in der Zeiteinheit die Röhre verlassenden Dampfes ist, Konstanz der Röhrenweite vorausgesetzt, direkt proportional der Tangente des Winkels α; deshalb läßt die Röhre AC bei der Druckdifferenz $p_2 - p$ ebensoviel Dampf durchströmen wie die Länge AB bei der Druckdifferenz $p_2 - p_1$; tatsächlich wird ja durch das Ansetzen des Stückes BC der Druck bei B von p auf p_1 erhöht. Bei konstanter Druckdifferenz $p_2 - p$ ist die Diffusionsgröße umgekehrt proportional der Länge der Röhre.

Bei der gewöhnlichen Spaltöffnung ist die Entfernung zwischen den Punkten maximalen und minimalen Drucks gleich der Länge des Porus, also gleich der Höhe der Schließzellen. Bei der eingesenkten ist diese Entfernung größer, weil zu der Länge des Porus noch die Länge des äußeren Kanals hinzukommt. Das Diffusionsgefälle kann aber nicht einfach in dem Maß abnehmen, wie der Weg um die Länge des äußeren Kanals zunimmt, weil dieser viel weiter ist als der Porus.

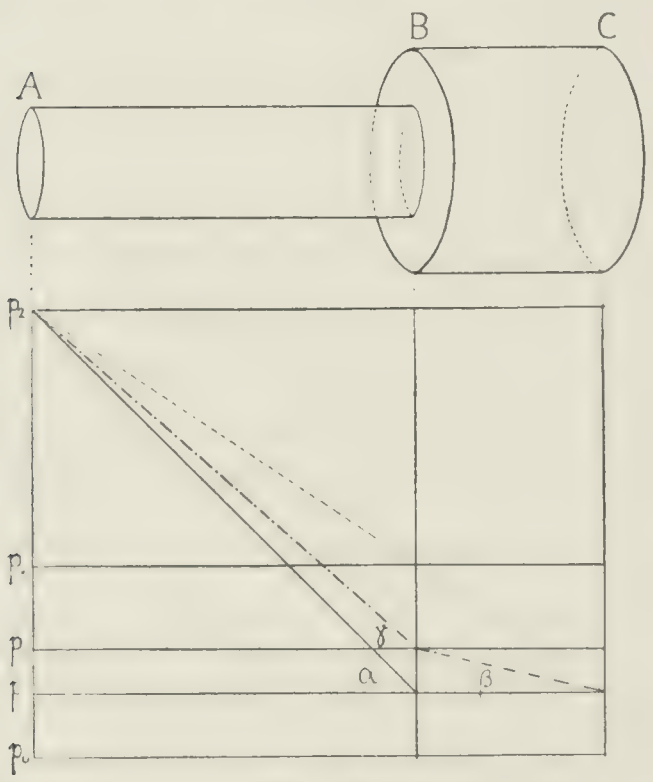


Fig. 2.

Die Fig. 2 gibt wieder eine graphische Erläuterung. Ist die Röhre AB allein vorhanden, so fällt der Druck zwischen A und B von p_2 auf p. Wird nun das Stück BC angesetzt, das einen doppelt so großen Radius hat wie AB, so wird der Druck p erst bei C erreicht, bei B muß er noch höher sein, gleich p_1. Soll der Zustand stationär sein, so kann das Stück BC in der Zeiteinheit nicht mehr Dampf durchlassen als das engere Stück AB. Damit das möglich ist, kann der Druck zwischen A und C nicht stetig von p_2 über p_x auf p fallen, sondern er fällt zwischen A und B rascher, dann zwischen B und C langsamer. Und zwar müssen, wie aus weiter unten gegebenen Ausführungen hervorgeht, die Proportionen gelten:

$$\operatorname{tg}\beta : \operatorname{tg}\gamma = r^2 : R^2 \text{ und}$$

$$\operatorname{tg}\alpha : \operatorname{tg}\gamma = \left(AB + BC \cdot \frac{r^2}{R^2}\right) : AB.$$

wobei r der Radius des engen, R der Radius des weiten Abschnitts ist[1]). Nach diesen Proportionen ist die Fig. 2 konstruiert.

Während demnach die Diffusionsgeschwindigkeit bei der einfachen Röhre A B proportional ist der Tangente von α, ist sie bei dem System A B C proportional der Tangente von γ. Es ist also klar, daß durch die Einsenkung einer Spaltöffnung der Widerstand für den Austritt des Wasserdampfs unter allen Umständen vergrößert und damit die Transpiration herabgesetzt wird.

Ebenso wie die Einsenkung muß natürlich die Emporwölbung eines Walles um die Spaltöffnung wirken. Haberlandt ist aber der Meinung, auch durch Erweiterung des Vorhofs der Spaltöffnung komme eine ähnliche Wirkung zustande, wie durch die Einsenkung des ganzen Apparats. Tatsächlich ist der Effekt der umgekehrte, weil bei gleicher Länge der wenn auch nur stellenweise weitere Kanal einen geringeren Widerstand bietet als der engere. Z. B. wird die Spaltöffnung der nach Haberlandt besser geschützten Oberseite des Blattes von Plantago maior (pag. 411, Fig. 170) mehr transpirieren als die der Unterseite. Ebenso besteht die xerophile Ausstattung des Spaltöffnungsapparates von Cypripedium venustum (Haberlandt, pag. 908, Fig. 166) nicht in der Erweiterung des Vorhofes, wie Haberlandt meint, sondern in der Verlängerung des Porus durch die mächtig entwickelten Außenleisten. Die Diffusion wäre in noch viel höherem Maße deprimiert, wenn diese Leisten dicker wären und nur einen schmalen Spalt anstatt des weiten Vorhofs zwischen sich ließen.

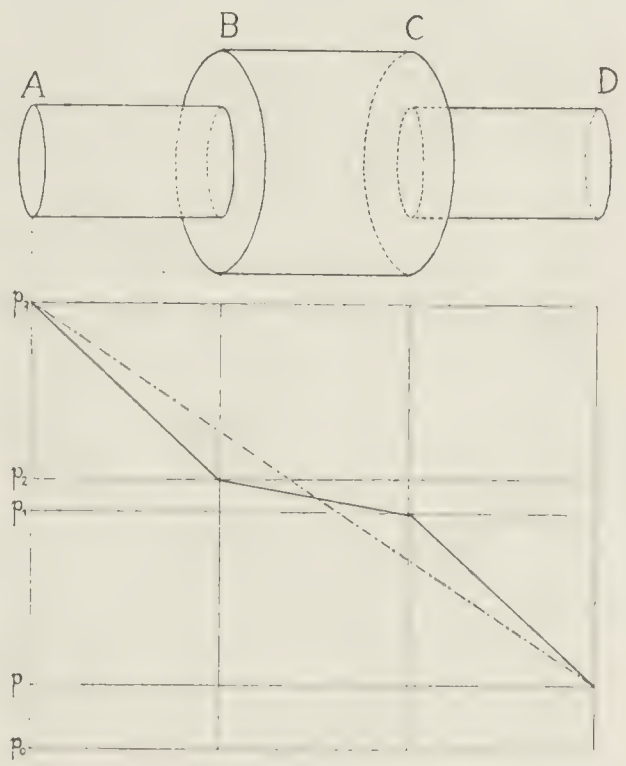


Fig. 3.

Der Fall von Plantago ist in dem Diagramm Fig. 3 veranschaulicht. Hätte die Röhre AD überall den gleichen kleinen Radius r, so würde der Druck zwischen A und D stetig von p_3 auf p fallen, was durch die gestrichelte Gerade dargestellt ist. Ist aber auf der Strecke B C der Radius $R = 2\,r$ anstatt r, so wird das Gefälle ungleichmäßig. In dem ersten Abschnitt rascher Abfall von p_3 auf p_2, in dem weiten Mittel-

1) Dabei ist die Bildung der „Kuppe“ (vgl. unten pag. 465) an der Grenze zwischen der engen und der weiten Röhre der Einfachheit wegen vernachlässigt.

stück langsamerer Abfall von p_2 auf p_1, in dem Endabschnitt wieder das gleiche Gefälle wie im ersten Teil. Fassen wir also z. B. den Endabschnitt CD ins Auge, so finden wir in dem dreigliederigen Röhrensystem das Gefälle zwischen C und D steiler als in der durchweg gleich weiten Röhre. Die Diffusionskapazität des ganzen Systems ist demnach größer als die der einfachen engen Röhre.

Mit der Längsschnittform des Porus, die in den geschilderten Einzelfällen von Haberlandt nicht ganz richtig gedeutet wird, hat sich schon früher Schwendener beschäftigt, ohne zu einem abschließenden Urteil zu kommen. Er schreibt (1881, pag. 861): „Völlig unerklärt bleibt die eigentümliche Querschnittform der Verdickungsleisten, ich meine speziell . . . . die Hörnchen des Querschnittes. Daß der nächstliegende Zweck dieser rätselhaften Formen in der Herstellung von Hohlräumen, des Vor- und Hinterhofs, liegt, welche auch in geschlossenem Zustand Luft führen, ist wohl nicht zu bezweifeln; aber wozu diese Luft?“ Dieses Fragezeichen läßt Schwendener stehen[1]). Doch weist er darauf hin, daß große Vorhöfe dieselbe physiologische Bedeutung haben müssen wie die „äußeren Atemhöhlen“, die von benachbarten Epidermiszellen über den eigentlichen Spaltöffnungen gebildet werden, mit anderen Worten, daß die Bildung großer Vorhöfe dieselbe Bedeutung hat wie die Einsenkung der Schließzellen.

Nach den eben bei der Besprechung von Plantago gegebenen Ausführungen liegen die physikalischen Konsequenzen der Porusform klar. Die Diffusionskapazität einer Spaltöffnung ist nicht gleich der einer geradwandigen Röhre von einem Querschnitt gleich der Weite der Zentralspalte, sondern größer. Sie ist das auch dann, wenn Eisodial- und Opisthialöffnung nicht weiter sind als die Zentralspalte; weil die weiten Räume des Vor- und Hinterhofs der Diffusion einen, auf die Längeneinheit bezogen, geringeren Widerstand entgegensetzen als die genannten engeren Teile des Porus. Wenn irgendwo, an der Zentralspalte, an der Eisodial- oder an der Opisthialöffnung, vollkommen dichter Schluß eintritt, ist die Sistierung der stomataren Diffusion vollständig. Die Öffnungsweite an den drei genannten Stellen braucht aber nur einen geringen Betrag zu erreichen, um schon eine verhältnismäßig bedeutende Größe der Diffusionskapazität des ganzen Apparates zu gewährleisten. Wenn aber, wie es ja häufig der Fall ist, Eisodial- und Opisthialöffnung bei vollkommenem Schluß der Zentralspalte weit geöffnet bleiben, so genügt vollends eine unbedeutende Öffnungsweite der Zentralspalte, um eine beträchtliche Transpiration zu erlauben.

1) Ebenso Holtermann, 1909, pag. 89.

Es liegen also hier Einrichtungen vor, die eine Steigerung der Transpiration über ein Mindestmaß gestatten, das durch einen geringen Mehraufwand von Membransubstanz oder durch eine unbedeutende Vergrößerung des Lumens der Schließzellen leicht festzuhalten wäre. Solche Wirkungen konnten natürlich leicht übersehen werden von Forschern, die einmal von der physiologischen Nutzlosigkeit der Transpiration überzeugt sind und zweitens jedes Detail der Gestaltung mit äußerster Konsequenz sub specie opportuni betrachten.

Daß die in Frage stehenden Einrichtungen durch Begünstigung des Gaswechsels, vor allem der Aufnahme von CO_2, der Pflanze nützen können, ist nicht von der Hand zu weisen. Und was den Spaltenschluß betrifft, so müssen wir wohl annehmen, daß dieser bei der gegebenen Form der Schließzellen vollständiger hergestellt werden kann, als wenn die Schließzellen sich mit ganzer Fläche aneinander legen würden. In diesem angenommenen Fall könnte es leicht eintreten, daß die wenig elastischen Partien am Außen- oder Innenrand, die einen vollkommenen Schluß herzustellen nicht imstande wären, aufeinander treffen würden, noch bevor die wirksamsten Teile, die an das Zellumen grenzenden Mittelzonen der Membranen, sich aufeinander gelegt hätten.

Im Vorübergehen sei hier noch auf einen Fall hingewiesen, der zu unserem Thema einige Beziehung hat. Bei Besprechung der Atemöffnungen von Fegatella conica schreibt Haberlandt (pag. 414): „Die unmittelbar unter der Atemöffnung gelegenen Zellen sind zu farblosen, schnabelartigen Fortsätzen ausgezogen, deren Funktion noch unbekannt ist. Wenn Kamerling diese Zellen als „Verdunstungsapparate“ bezeichnet, so ist dies bloß eine diskutierbare Vermutung.“ Nun hat Kamerling (1897, pag. 47) exakt nachgewiesen, daß in diesen „Schnabelzellen“ energische Transpiration stattfindet. Daß die Transpiration an den langen Zellen mit ihrer bedeutenden Oberfläche stärker ausfallen muß, als sie an kurzen, abgerundeten Zellen wäre, wie bei anderen Marchantiaceen, läßt sich nicht bezweifeln. Es wird deshalb auch nicht leicht jemand bestreiten können, daß die physiologische Anatomie wenige so gut begründete Lehrsätze hat wie diese Kamerlingsche Deutung; falls mit dem Wort Verdunstungsapparat nur die schlichte Feststellung der Tatsache, der Transpirationssteigerung, gegeben werden soll, ohne jedes Urteil über die Zweckmäßigkeit; die würde ja von jedem geleugnet, der in der Transpiration ein notwendiges Übel sieht.

Ebenso steht es mit einer Bemerkung von Volkens. Er teilt mit (1887, pag. 51), daß bei der Wüstenpflanze Echinopus spinosus die Blätter teilweise dicht filzig behaart sind und daß die Spaltöffnungen

auf den kahlen Teilen der Lamina „ziemlich tief eingesenkt, die übrigen unter dem Haarfilz auf einem Ringwall über das Niveau der Fläche hervorragend" erscheinen; das letztere kommt bekanntlich bei stark behaarten Blättern nicht selten vor. Diese Beobachtung erfährt folgende Interpretation: „Bisher sind emporgezogene Spaltöffnungen hauptsächlich von Schattenpflanzen beschrieben worden und hat man gemeint, die Einrichtung ziele auf eine Erhöhung der Transpiration. Halte ich es nun für wenig wahrscheinlich, daß irgend einer Pflanze überhaupt an ausgiebiger Verdunstung etwas gelegen sein sollte, geschweige denn, daß besondere anatomische Strukturen dafür geschaffen würden, so zeigt es sich an dem Vorkommen jener Stomata auch bei Wüstenpflanzen, wie wenig Berechtigung obige Annahme haben kann. Vielleicht ist es das Lichtbedürfnis der Schließzellen, welches unter Umständen ihre bessere Exponierung verlangt."

Das ist ein klassisches Beispiel für eine sehr beliebte Betrachtungsweise, zu der sich die vorliegende Studie schon in der Einleitung ausdrücklich in Gegensatz stellt. Die Frage nach dem Wozu spielt mitunter nicht die Rolle eines Wegweisers zur Auffindung des Wie, sondern sie versperrt den geraden Blick auf das Gegebene, das Phänomen. Das erste Ziel einer Forschungsrichtung, die den Namen physiologisch nicht mit Unrecht tragen will, ist die Aufdeckung der physiologischen, alias physikalischen (im weitesten Sinn) Zusammenhänge. Ist dann das Phänomen klar gelegt, dann kann natürlich auch die Zweckmäßigkeit diskutiert werden; doch pflegen wir das nicht mehr Physiologie, sondern Ökologie zu nennen.

Nun ist in unserem Fall eine transpirationsfördernde Wirkung der Emporhebung absolut sicher; in Rinnen oder Krypten oder unter einer dichten Haardecke liegende Stomata transpirieren um so weniger, je weiter sie von der freien Atmosphäre entfernt sind. Werden die Stomata also der Oberfläche näher gerückt, so werden die Hindernisse, die der Dampfbewegung entgegenstehen, vermindert. Ob die Pflanze von diesem merkwürdigen Kompromiß, erst Tieflegung und dann Hochhebung, einen Nutzen hat, ist schwer einzusehen, oder wie Haberlandt sich ausdrückt (pag. 417), es „läßt sich kaum ein plausibler Grund dafür angeben". Benecke (1892, Sp. 570/71) spricht die Hypothese aus, „daß die hohe Lage der Schließzellen ... eine mechanische Bedeutung hat für das Spiel der Spaltöffnung", doch sagt er das „mit allem Vorbehalt".

Außerdem ist daran zu denken, daß die Aufnahme von Kohlensäure ins Blatt durch Modifikationen der Oberflächengestaltung im selben

Sinn beeinflußt wird wie die Dampfabgabe (vgl. unten p. 539); aber die Hebung der Schließzellen kann die Assimilation doch kaum fördern, weil die Sockel, auf denen die Stomata sitzen, keine chlorophyllführenden Zellen einzuschließen pflegen. Die einzige bis jetzt sicher bekannte Leistung — daß noch eine andere aufgefunden wird, ist natürlich nicht ausgeschlossen — bleibt also die Beförderung der Transpiration. Daß das unter allen Umständen nutzlos ist, wie Schwendener und seine Schule wollen, ist noch keineswegs ausgemacht. Aber wenn auch, so bleibt die Tatsache der Transpirationssteigerung bestehen. Und wir bemühen uns doch, die Daseinsbedingungen einer Pflanze in ihrer Gesamtheit, nicht eine Auswahl der günstigen, kennen zu lernen.

Bei gewissen Restionaceen vom Kap hat Pfitzer (1870) beobachtet, daß die Atemhöhlen lange, seitlich vollkommen geschlossene, nur im unteren Teil durch Interzellularen nach innen sich öffnende Räume darstellen und daß die Wände, die die Atemhöhlen begrenzen, eine deutliche Cuticula besitzen (Figuren vgl. unten p. 532). Die Deutung, die Pfitzer dieser Einrichtung gegeben hat, ist ebenso wie die für die eingesenkten Spaltöffnungen einwandfrei, wenn sie auch den springenden Punkt nicht klar hervorhebt. Pfitzer schreibt (pag. 580): Die Cuticularisierung der Atemhöhle „muß zur Folge haben, daß die Seitenwände der Atemhöhle selbst irgend erhebliche Mengen von Wasser nicht verdunsten können. . . . Es ist zwar sicher, daß die verdunstende Fläche von den Wandungen aller Zwischenzellräumen einer Pflanze gebildet wird, und diese Größe wird durch das Vorhandensein der Schutzzellen nicht so sehr bedeutend vermindert. . . . Wohl aber wird durch den beschriebenen Bau der Umfang der Öffnung wesentlich verkleinert, durch welche die Zwischenzellräume mit der Atemhöhle und der Atmosphäre in Verbindung stehen."

Während z. B. Tschirch, Haberlandt, Burgerstein sich auf eine Motivierung der Bezeichnung „Schutzzellen" gar nicht einlassen, ersetzt Gilg (1891), der die anatomischen Verhältnisse der Restionaceen an umfangreicherem Material studiert hat, die Pfitzer'sche Auffassung durch eine wahrscheinlich nicht zutreffende Deutung. Er ignoriert nämlich das wesentlichste Moment, die Wirkung der Cuticularisierung der „Schutzzellen", die er allerdings „schwach cuticularisiert" nennt (pag. 563), und meint (pag. 565): „Bei dem Passieren dieser widerstandsfähigen, wasserreichen Zellen kann sich die atmosphärische Luft, welche ja auch hier nur allmählich zuströmen kann, mit Wasserdämpfen sättigen, so daß sie ihre austrocknende und dadurch schädigende Wirkung auf die grünen Zellen verliert", und ganz ähnlich an verschiedenen

anderen Stellen (pag. 564, 566). Gilg glaubt demnach, daß die Transpiration im ganzen durch die Schutzzellen nicht vermindert wird. Das ist aber bei der Beschaffenheit der betreffenden Zellmembranen nicht wahrscheinlich. Und eine Vergrößerung des Abstandes zwischen dem Chlorophyllparenchym und der ganz trockenen Außenluft wird auch so erreicht. Die „Schutzzellen" verdienen ihren Namen also wohl deshalb, weil sie cuticularisierte Wände haben und selbst, nehmen wir der Einfachheit wegen an, gar nicht transpirieren. Die Atemhöhle wird nur auf ihrem Grund, da wo ihre Spalten sich gegen das transpirierende Assimilationsgewebe öffnen, gesättigten Dampf enthalten, unter den Schließzellen wird die Spannung des Dampfs schon geringer sein. Der Dampf, der vom Grund nach außen strömt, hat also zunächst den Widerstand des langen Kanals der Atemhöhle und dann erst den des Porus zu überwinden, und infolgedessen muß die Wasserabgabe des ganzen Organs geringer ausfallen als wenn die Atemhöhlen normal gebildet wären.

Sehr wenig überzeugend ist auch die Darstellung, die Volkens (1887, pag. 50) von ähnlichen Einrichtungen bei afrikanischen Gramineen gibt. Man findet hier nämlich „vielfach die Spaltöffnungen nicht direkt über den assimilierenden Zellen gelagert", sondern über einem „farblosen Gewebe dünnwandiger Zellen, die einander mittelst kleiner, aber zahlreicher Ausbuchtungen berühren." Alle Gase müssen so „ein Gewirr äußerst feiner Interzellularkanälchen . . . . passieren, ihre Bewegung also wird verlangsamt, die feuchte Binnenluft im schnellen Entweichen, die trockene Luft der Atmosphäre im schnellen Zutritt gehemmt." Und die ganze Einrichtung soll „bedeutungsvoll für eine Herabsetzung der stomatären Transpiration" sein.

Nun leuchtet aber ein, daß die Diffusion des Wasserdampfs um kein Haar anders ausfallen würde, wenn dieses Gewebe unter den Atemhöhlen Chlorophyll besäße. Durch ein Gewirr äußerst feiner Kanälchen bewegen sich die Gase bzw. Dämpfe ja überall im Chlorophyllparenchym. Anders wäre es, wenn die Membranen des fraglichen Gewebes selber nicht transpirieren würden. Das ist aber nicht wahrscheinlich. Denn soviel ich bei Sporobolus spicatus sehen kann, nehmen die Wände der farblosen Zellen bei der Behandlung mit Chlorzinkjod keinen anderen Farbton an als die Membranen der Palissaden. Das farblose Gewebe ist demnach kaum etwas anderes als ein Wassergewebe, worauf Volkens selbst hinweist. Daß es Interzellularen besitzt, was Volkens als für ein Wassergewebe auffallend hervorhebt, ist nur eine

notwendige Konsequenz der Lage dieses Gewebes zwischen den Spaltöffnungen und dem Assimilationssystem.

Während also für diese Gramineen das Vorkommen von Einrichtungen, die mit den Schutzzellen der Restionaceen funktionelle Verwandtschaft haben, in Abrede gestellt werden muß, finden sich vollkommen übereinstimmende Strukturen bei den Cactaceen. Vöchting (1873, pag. 381) hat zum erstenmal darauf hingewiesen, daß bei vielen Cacteen die Atemhöhlen in ihrem äußeren Teil von auffallend dickwandigen Hypodermzellen begrenzt sind. Und, was für unsere Betrachtung wichtig ist, er bemerkt dazu: „Die Cuticula . . . . überzieht die Atemhöhle im Bereich des Hypoderma; an den Wänden der diese auskleidenden parenchymatischen inneren Zellen hört sie auf.“ Benecke (1892, Sp. 588) hat dann versucht, die biologische Bedeutung dieser Strukturen zu ermitteln und findet eine ihrer Funktionen darin, daß sie „vielleicht... als Schutz gegen allzu starke Wasserdampfabgabe zu dienen“ haben. Demgegenüber bemerkt Westermaier (1899, pag. 70): „Ich glaube nicht, daß Benecke's Vermutung zutrifft . . . denn schroff beim grünen Gewebe hört die Verdickung auch dann auf, wenn nur ein ganz niedriger Ring vorhanden, d. h. ein sehr schmales Wandstück verdickt ist.“

Die Einrichtung wird aber nach dem, was oben für die Restionaceen auseinandergesetzt ist, doch in dem von Benecke angenommenen Sinn wirken. Allerdings weniger infolge der Verdickung der Wand, die alle Autoren bis jetzt allein beschäftigt hat, als infolge der Cuticularisierung. Die mechanische Verstärkung mag die Funktion haben, die Westermaier ihr zuschreibt; er denkt an einen Schutz gegen Verzerrung, der den Schließzellen bei Kollaps des welkenden Hautgewebes gewährleistet werden soll.

Daß die erwähnten Einrichtungen bei Xerophyten eine weite Verbreitung besitzen, daß also die von Pfitzer erkannte, physikalisch notwendige Wirkung dieser Modifikationen des Spaltöffnungsapparats bei vielen Pflanzen ökologisch ausgewertet wird, das ist seit der ersten vergleichenden Zusammenstellung, die Tschirch gegeben hat, oft und oft bestätigt worden. Aber man hat sich bisher mit der prinzipiellen Erkenntnis begnügt, ohne nach der Ausgiebigkeit dieser Schutzmittel, also etwa nach dem quantitativen Verhältnis zwischen den Leistungen einer gewöhnlichen und einer um einen gewissen Betrag eingesenkten Spaltöffnung zu fragen. Diese Lücke in der physiologischen Anatomie des Spaltöffnungsapparats soll durch die im folgenden mitgeteilten Untersuchungen ausgefüllt werden.

2. Theorie der xerophilen Spaltöffnungen.

Die Gesetze, die für die Ausgabe von Wasserdampf aus dem Blatt durch die Spaltöffnungen gelten, sind von Brown und Escombe (1900)[1]) entwickelt worden im Anschluß an eine Untersuchung, die hauptsächlich den Assimilationsgaswechsel zum Gegenstand hat. Die stomatare Transpiration ist nach den englischen Forschern als ein Vorgang freier statischer Diffusion aufzufassen. Die Menge des durch einen Spaltöffnungsapparat hinausdiffundierenden Wasserdampfes ist hauptsächlich abhängig von den Dimensionen des Spaltöffnungsporus — und zwar direkt proportional der Querschnittsfläche, umgekehrt proportional der Länge — und von der Differenz zwischen der Spannung des Wasserdampfes in den Interzellularen und der Spannung in der umgebenden Atmosphäre; der Koëffizient der Diffusion von Wasserdampf in Luft ändert sich außerdem noch mit der Temperatur, aber unbeträchtlich. Danach wäre die Diffusion durch einen gegebenen Spaltöffnungsapparat zu berechnen nach der Formel

$$\text{Diff.} = k \frac{(p_2 - p_0)\, A}{l},$$

wobei bedeutet: k den Diffusionskoëffizienten; p_2 die Spannung des Wasserdampfes in den Interzellularen, also den Druck des gesättigten Dampfes bei der gegebenen Temperatur, p_0 den Dampfdruck in der umgebenden Luft; l die Länge des Porus, also die Höhe der Schließzellen am Spalt; A die Querschnittsfläche des Porus, wobei dieser als eine geradwandige Röhre von ungefähr elliptischem Querschnitt angenommen ist.

So einfach wäre die Formel, wenn an der inneren Mündung des Porus der Wasserdampf noch seine maximale Spannung hätte; daß an der äußeren Öffnung augenblicklich der minimale Wert p_0 erreicht wird, gilt für mäßig bewegte Luft. Aber an der inneren Grenze des Porus ist in Wirklichkeit die Spannung des Wasserdampfes schon geringer als unmittelbar über den transpirierenden Membranen der Mesophyllzellen. Schon innerhalb der Atemhöhle fällt die Spannung von p_2 auf einen kleineren Wert p_1; der Spannungsunterschied zwischen den Enden des Porus ist also nicht $p_2 - p_0$, sondern $p_1 - p_0$, also das Spannungsgefälle $\frac{p_1 - p_0}{l}$.

Der Druck p_1 ist unbekannt. Setzen wir aber

$$\frac{p_1 - p_0}{l} = \frac{p_2 - p_0}{l + x},$$

1) In Kürze dargestellt bei Dixon (1909).

so heißt das, die Abdrängung des Spannungsmaximums von der inneren Grenze des Porus hat dieselbe Wirkung, wie wenn der Porus nach innen um eine Größe x verlängert würde; an den Grenzen der Röhre von der Länge $(l + x)$ finden sich die bekannten Spannungen p_2 und p_0, das Gefälle im Porus ist also $\frac{p_2 - p_0}{l + x}$. Vorausgesetzt, daß unter dem Stoma eine weite Atemhöhle sich befindet, hat x den Wert $\frac{r\pi}{4}$ oder 0,786 r, wie Brown und Escombe dartun; r bedeutet den Radius eines Kreises, der gleiche Fläche hat, wie die Ellipse des Röhrenquerschnitts. In bewegter Luft ist also die Diffusion durch den Spaltöffnungsapparat

$$\frac{k\,(p_2 - p_0)\,A}{l + \frac{r\pi}{4}}\,.$$

Die minimale Dampfspannung p_0 wird unmittelbar an der äußeren Mündung des Porus nur dann erreicht, wenn die trockene strömende Luft fortwährend den ausfließenden Wasserdampf wegwischt. Ist aber die Luft auf der Blattoberfläche vollkommen ruhig, so tritt an der Außenseite des Porus dasselbe ein, was innen, in der vor Luftbewegung geschützten Atemhöhle, unter allen Umständen erfolgt: die für die Größe der Diffusion maßgebende minimale Spannung p_0 wird von der äußeren Grenze des Porus abgedrängt, wie die maximale von der inneren. Der Dampf strömt allerdings nicht in Form einer engen Säule heraus, sondern er breitet sich über der Oberfläche des Blattes nach allen Seiten aus [1]). Diese Bildung einer Kuppe (system of shells of egual density) von feuchter Luft über jeder Spaltöffnung hat die Wirkung, daß das Minimum des Dampfdrucks, entsprechend der augenblicklichen Feuchtigkeit der Atmosphäre, erst auf der Fläche einer Halbkugel von beträchtlichem Radius erreicht wird, die den Porus zum Zentrum hat. Der quantitative Einfluß der äußeren Kuppe auf die Größe der Diffusion ist nach Brown und Escombe derselbe wie der der inneren. Die Kuppe wirkt gerade so, wie wenn der Porus nach außen um die Größe $x = \frac{r\pi}{4}$ verlängert wäre und an der Mündung der so verlängerten Röhre die trockene Luft fortwährend ersetzt, der Wasserdampf entfernt würde. In vollkommen ruhiger Luft berechnet sich also die Diffusion nach der Formel

1) Dabei ist vorerst angenommen, daß die betrachtete einzelne Spaltöffnung von den benachbarten nicht beeinflußt wird.

$$\frac{k\ (p_2 - p_0)\ A}{l + r\pi}$$
$$2$$

Die Korrektionsgröße $x = \frac{r\pi}{4}$ ist eben zu der Länge des Porus für bewegte Luft einfach, für ruhige Luft doppelt zu addieren.

So weit führen uns Brown und Escombe. Und jetzt kommen wir zu der Frage, deren Lösung versucht werden soll: Wie wird die durch die eigentliche Spaltöffnung erfolgende Diffusion beeinflußt, wenn der aus dem Porus austretende Wasserdampf sich nicht in die freie Luft, sondern vorerst in einen etwas weiteren, von der freien Atmosphäre noch wohl geschiedenen Raum ergießt, wie es bei den eingesenkten Spaltöffnungen der Fall ist?

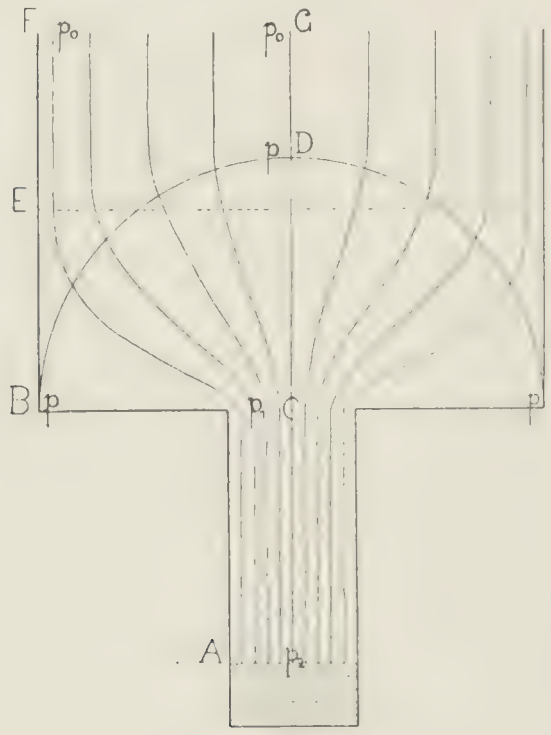


Fig. 4.

Oder in einer Form, daß die Frage dem Experiment zugänglich ist: Wie wird die Diffusionskapazität einer engen Röhre beeinflußt, wenn an die äußere Mündung der engen Röhre eine weitere angesetzt wird, wie der Längsschnitt Fig. 4 darstellt?

Die Röhren seien zylindrisch. Die engere Röhre I habe den Radius r, ihr Boden sei mit Wasser bedeckt, die Entfernung der Wasseroberfläche vom oberen Rand der Röhre sei $AC = l$. Die angesetzte weitere Röhre II habe den Radius $BC = R$ und die Länge $BF = L$.

Denken wir uns zunächst die Röhre I ohne Aufsatz und in bewegter Luft. Die Spannung des Wasserdampfs auf dem Grund der Röhre ist p_2, an der Mündung der Röhre p_0, somit die Diffusion $\frac{k\ (p_2 - p_0)\ r^2\pi}{l}$.

Wird nun der weite Aufsatz II angebracht, so wird die Spannung p_0 bis an den Rand von II hinausgeschoben. An der Mündung von I und auf der ganzen Grundfläche von II herrscht die Spannung p. Das Diffusionsgefälle ist also in I: $\frac{p_2 - p}{l}$, in II: $\frac{p - p_0}{L}$. Durch beide Röhren strömt in der Zeiteinheit gleich viel Dampf, es gilt also die Gleichung:

$$k\ \frac{(p_2 - p)\ r^2\pi}{l} = k\ \frac{(p - p_0)\ R^2\pi}{L}.$$

Daraus berechnet sich der Wert für p gleich $\frac{p_2 \cdot r^2 L}{R^2 l + r^2 L} + \frac{p_0 \cdot R^2 l}{L}$. Wird dieser Wert für p in die Formel $k \frac{(p_2 - p)\, r^2 \pi}{l}$ eingesetzt, so ergibt sich als Maß für die Diffusion: $k \frac{(p_2 - p_0)\, r^2 \pi}{l + \frac{r^2}{R^2} L}$.

Dieselbe Formel läßt sich auch auf einfacherem Wege ableiten. Der Widerstand, den eine Röhre der Diffusion entgegensetzt, ist direkt proportional der Länge, umgekehrt proportional dem Querschnitt. Die Summe der Widerstände der beiden Röhren ist also

$$\frac{l}{r^2 \pi} + \frac{L}{R^2 \pi} = \frac{l + \frac{r^2}{R^2} L}{r^2 \pi}.$$

Und die Diffusion ist umgekehrt proportional dem Widerstand.

In dieser einfachen Weise würde der Widerstand der Aufsatzröhre zu dem der Porusröhre sich addieren, wenn auf dem Grund der weiten Röhre überall dieselbe Spannung p sich fände, also auch an der Mündung der engen Röhre. Das ist aber sicher nicht der Fall. Sondern es bildet sich, geradeso wie in freier Luft, auf dem Grund der Röhre II eine Kuppe von Wasserdampf, d. h. die Flächen gleicher Spannung sind keine Ebenen, sondern gekrümmt. In der Fig. 4 ist angedeutet, wie der Verlauf der Stromlinien ungefähr vorzustellen ist. Und wenn am Rand des Röhrengrundes, bei B, die Spannung p herrscht, so ist sie an der Mündung der Porusröhre, bei C, größer, gleich p_1. In der Mediane der Aufsatzröhre wird die Spannung p erst bei dem Punkt D erreicht sein, der vom Ende der engen Röhre etwa um die Länge des Radius der weiten Röhre entfernt ist. Die Flächen gleicher Spannung sind ja Ellipsoide[1]), doch nähern sie sich in einiger Entfernung von der Mündung immer mehr der Halbkugel. Die Fläche, auf der der Druck p herrscht, wird also annähernd dargestellt durch die Oberfläche einer Halbkugel, die über der Bodenfläche der weiten Röhre errichtet ist. Nach Brown und Escombe erstreckt sich die Wirkung der Kuppenbildung in ruhiger Luft praktisch bis auf eine Entfernung von der Mündung, die etwa gleich dem 10fachen Radius der Mündung ist. Nehmen wir an, dieses Verhältnis sei gegeben, dann bietet der halbkugelige Raum, den wir aus dem weiten Zylinder herausgeschnitten haben, denselben Widerstand wie die Kuppe, die sich in der freien

1) Vgl. Brown und Escombe 1900, oder Dixon.

Luft über der engen Röhre bildet. Bewegte Luft mit dem Dampfdruck p_0 angenommen, hat also der Aufsatz über der Röhre I zunächst die Wirkung, daß die Diffusion so erfolgt, wie in ruhiger Luft, d. h. wie wenn die Röhre I eine Länge von $l + \frac{r\pi}{4}$ hätte, anstatt einer solchen von l.

Dazu kommt aber jetzt noch der Widerstand der weiten Röhre II. Doch nicht der ganzen Röhre von der Länge L und dem Radius R, sondern der Widerstand des Raumes, der nach Abzug der über der Grundfläche errichteten Halbkugel übrig bleibt. Der Widerstand dieses halbkugeligen Raumes ist ja schon als Korrektionsgröße für die Länge der Röhre I in die Rechnung eingeführt. Die Druckdifferenz zwischen der äußeren und der inneren Begrenzung des in Rede stehenden Raumes ist überall $p - p_0$, doch die Länge der Stromlinien verschieden, in der Mediane gleich D G, am Rande länger, gleich B F. Die mittlere Entfernung zwischen der Halbkugel vom Druck p und der Mündung der Röhre II ist, wie mir Dr. Degenhart angibt, $E F = L - \frac{R\pi}{4}$, also das mittlere Gefälle $\frac{p - p_0}{L - \frac{R\pi}{4}}$. Als Weite des Raumes ist überall $R^2\pi$ zu setzen, weil seine Trennung von der halbkugeligen Kuppe nur im Bild existiert.

Die Diffusion durch das ganze System läßt sich also ausdrücken durch

$$\frac{k\ (p - p_0)\ R^2\pi}{L - \frac{R\pi}{4}} \text{ oder durch } \frac{k\ (p_2 - p)\ r^2\pi}{l + \frac{r^2\pi}{4}}.$$

In derselben Weise wie oben auf die Spannungsdifferenz $p_2 - p_0$ und auf die Röhrenweite $r^2\pi$ zurückgeführt, ist die Diffusion proportional dem Ausdruck

$$\frac{k\ (p_2 - p_0)\ r^2\pi}{l + \frac{r\pi}{4} + \frac{r^2}{R^2}\left(L - \frac{R\pi}{4}\right)}.$$

Der Ausdruck unter dem Bruchstrich soll als die „wirksame Länge" des Systems (effective length bei Brown und Escombe) bezeichnet und in Formeln kurz als λ eingeführt werden. Sind für zwei Systeme die Faktoren des Zählers, nämlich Diffusionskoëffizient, Spannungsdifferenz und Weite der untersten Röhre gleich, und sind λ

und λ_1 die wirksamen Längen, D und D_1 die Diffusionskapazitäten, so gilt die Proportion:

$$D : D_1 = \lambda_1 : \lambda.$$

Für die Zwecke der Untersuchung handelt es sich nur um die Verhältniswerte der Diffusionskapazitäten zweier zu vergleichenden Systeme, in denen die Weite der ersten Röhre gleich ist, und diese Verhältniswerte lassen sich durch Vergleichung der wirksamen Längen gewinnen. Es sollen deshalb im folgenden nur noch die Werte dieser wirksamen Längen λ abgeleitet werden.

In bewegter Luft ist also für das eben betrachtete System

$$\lambda = 1 + \frac{r\pi}{4} + \frac{r^2}{R^2}\left(L - \frac{R\pi}{4}\right).$$

In ruhiger Luft bildet sich über der Röhre II die Kuppe, deren Widerstand gleich $\frac{R\pi}{4 \cdot R^2\pi}$ oder auf r bezogen, $\frac{r^2}{R^2} \cdot \frac{R\pi}{4}$ ist. Es ist also in der Formel dieselbe Korrektionsgröße $\frac{R\pi}{4}$, die von L abgezogen wurde, wieder zu addieren, wodurch sich der einfache Ausdruck

$$\lambda = 1 + \frac{r\pi}{4} + \frac{r^2}{R^2} L \text{ ergibt.}$$

Das heißt, in ruhiger Luft addiert sich zu dem Widerstand der Röhre I einfach der Widerstand der Röhre II; die Wirkung der Kuppe über der Mündung der Röhre I bleibt unbeeinflußt. Und zwar wird diese Formel für jedes Verhältnis zwischen R und r gelten, weil sie offenbar auch für den Grenzfall gilt, wo $R = r$ ist.

Denn $1 + \frac{r\pi}{4} + \frac{r^2}{r^2}\left(L - \frac{r\pi}{4}\right) = 1 + L.$

Das heißt, der Widerstand der halbkugeligen Dampfkuppe ist für jedes Verhältnis zwischen R und r derselbe, z. B. auch für den Fall, wo $R = r$ ist. Tatsächlich ist die mittlere Länge der parallelen Stromlinien in einer Halbkugel vom Radius r gleich $\frac{r\pi}{4}$, also der Widerstand dieser kleinen, aber dichten Kuppe: $\frac{r\pi}{4\,r^2\pi}$, somit gleich dem von Brown und Escombe für die große ungestörte Kuppe angegebenen Widerstand.

Das zunächst überraschende Ergebnis erklärt sich leicht durch folgende Überlegung. Bei der Kuppenbildung in freier Luft divergieren die Stromlinien sehr stark, es steht also eine sehr ausgedehnte mittlere Querschnittsfläche, wenn ich so sagen darf, zur Verfügung, von

der aber eine bedeutende Länge der Stromlinien untrennbar ist. In einer kleinen Kuppe, wie sie in einem engen Raum sich bildet, sind die Stromlinien kürzer, aber auch viel dichter gedrängt, der verfügbare mittlere Querschnitt kleiner.

In Wirklichkeit hat natürlich die „Kuppe“ gar nicht Halbkugelform, wenn R nicht viel größer ist als r, sondern sie ist abgeplattet. Wenn $R = r$, so ist die Fläche der Kuppe sogar durch eine Ebene ersetzt. Wenn wir also $\frac{r\pi}{4}$ zu 1 addieren und $\frac{R\pi}{4}$ von L subtrahieren, so hat das nur rechnerische Bedeutung, während die in Fig. 4 dargestellten Verhältnisse kaum jemals genau verwirklicht sind.

Wenn $L < \frac{R\pi}{4}$ ist, so wird der Ausdruck $\frac{r^2}{R^2}\left(L - \frac{R\pi}{4}\right)$ negativ. D. h. der Widerstand eines so niedrigen Aufsatzes ist kleiner als der Widerstand, der durch Kuppenbildung in ruhiger Luft verursacht wird.

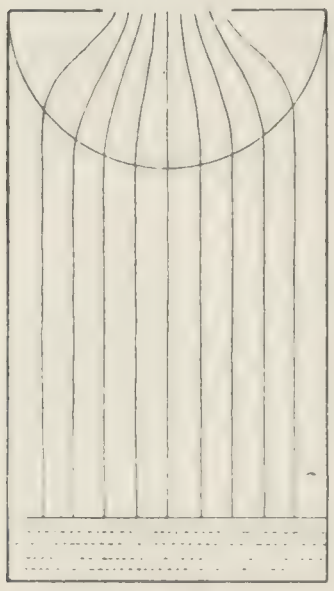


Fig. 5.

Zweiter Fall (Fig. 5). Eine weite Diffusionsröhre ist kombiniert mit einer außen angesetzten engeren, bzw. ist an der äußeren Mündung verschlossen durch ein Diaphragma mit zentraler Durchbohrung.

Die Wirkung eines Diaphragmas mit zahlreichen sehr kleinen Durchbohrungen ist von Brown und Escombe behandelt worden, doch gilt die von ihnen aufgestellte Formel, wie meine Experimente zeigen, nicht für den Fall, wo die Zahl der Durchbohrungen $= 1$ wird und die Weite dieser einzigen Durchbohrung im Vergleich mit der Weite der Röhre verhältnismäßig groß ist.

Der Radius der Diffusionsröhre sei R, die Entfernung der Dampf abgebenden Fläche von der Mündung der Röhre L, der Radius der Durchbohruug im Diaphragma r, die Dicke des Diaphragmas d. Der Widerstand der Röhre ohne Diaphragma ist $\frac{L}{R^2\pi}$. Wird das Diaphragma angebracht, so bildet sich unterhalb desselben die Kuppe, in ruhiger Luft auch oberhalb, und wird noch die Dicke der Platte berücksichtigt, so ergibt sich für den Gesamtwiderstand des Diaphragmas der Ausdruck $\frac{d + \frac{r\pi}{2}}{r^2\pi}$. Der Widerstand des Raumes der inneren Kuppe ist damit, auf r bezogen, in Rechnung gebracht, der Widerstand des von der

weiten Röhre noch übrig bleibenden Raums berechnet sich auf $\frac{L - \frac{R\pi}{4}}{R^2\pi}$, folglich der Widerstand des ganzen Systems auf

$$\frac{L - \frac{R\pi}{4} + \frac{R^2}{r^2}\left(d + \frac{r\pi}{2}\right)}{R^2\pi}.$$

Während in ruhiger Luft die wirksame Länge der Röhre $\lambda = L + \frac{R\pi}{4}$ ist, beträgt also die wirksame Länge des Systems

$$\lambda_1 = L - \frac{R\pi}{4} + \frac{R^2}{r^2}\left(d + \frac{r\pi}{2}\right).$$

Die Diffusionskapazität des Systems ist demnach, auf die Weite $R^2\pi$ bezogen,

$$D = \frac{R^2\pi}{\lambda_1}.$$

Sie kann aber auch auf die Weite der Durchbohrung im Diaphragma bezogen werden. Wie leicht abzuleiten ist, hat hier die wirksame Länge den Wert

$$\lambda_2 = d + \frac{r\pi}{2} + \frac{r^2}{R^2}\left(L - \frac{R\pi}{4}\right),$$

woraus sich für die Diffusionskapazität ergibt:

$$D_1 = \frac{r^2\pi}{\lambda_2}.$$

Und tatsächlich ist $\frac{R^2}{\lambda_1} = \frac{r^2}{\lambda_2}$, also $D = D_1$.

Im Eingang der Untersuchung ist erwähnt, daß Brown und Escombe für den Fall, wo eine enge Diffusionsröhre nach unten in einen weiten dampferfüllten Raum mündet, die wirksame Länge der Röhre:

$$\lambda = l + \frac{r\pi}{4}$$

für die wirksame Länge des ganzen Systems nehmen. Die eben abgeleitete Formel

$$\lambda = l + \frac{r\pi}{4} + \frac{r^2}{R^2}\left(L - \frac{R\pi}{4}\right)$$

zeigt nun, daß das genau genommen nur dann statthaft ist, wenn $L = \frac{R\pi}{4}$. Ist $L > \frac{R\pi}{4}$, so wird $\lambda > \left(l + \frac{r\pi}{4}\right)$; ist $L < \frac{R\pi}{4}$, so wird auch die Korrektion kleiner als $\frac{r\pi}{4}$.

Dritter Fall (Fig. 6). Der zylindrische Aufsatz ist oben bis auf eine zentrale Durchbohrung vom Radius r_1 geschlossen. Unter diesen Umständen bildet sich im Aufsatz auch hier oben eine Kuppe, ebenso wie im Grund. Der Widerstand der unteren Kuppe ist für jede Weite des Aufsatzes, wie wir wissen, $\frac{r\pi}{4r^2\pi}$, der der oberen Kuppe entsprechend $\frac{r_1\pi}{4r_1^2\pi}$. Damit sind die Widerstände der beiden Halbkugeln über der Grund- und der Deckfläche des Aufsatzzylinders ausgedrückt. Der noch übrig bleibende Raum im Zylinder hat die mittlere Länge $EE_1 = L - \frac{R\pi}{4} - \frac{R\pi}{4} = L - \frac{R\pi}{2}$, seine Weite ist $R^2\pi$, also sein Widerstand $\frac{L - \frac{R\pi}{2}}{R^2\pi}$.

Fig. 6.

Der Widerstand der Durchbohrung im Deckel ist $\frac{d}{r_1^2\pi}$, wenn d die Dicke der Deckplatte darstellt. In ruhiger Luft kommt noch der Widerstand der äußeren Kuppe über dem durchbohrten Deckel gleich $\frac{r_1\pi}{4r_1^2\pi}$ hinzu. Die wirksame Länge des ganzen Systems ist demnach

$$\lambda = 1 + \frac{r\pi}{4} + \frac{r^2}{R^2}\left(L - \frac{R\pi}{2}\right) + \frac{r^2}{r_1^2}\left(d + \frac{r_1\pi}{2}\right).$$

Für bewegte Luft, wo die Bildung der äußersten Kuppe unterbleibt, ist

$$\lambda = 1 + \frac{r\pi}{4} + \frac{r^2}{R^2}\left(L - \frac{R\pi}{2}\right) + \frac{r^2}{r_1^2}\left(d + \frac{r_1\pi}{4}\right).$$

Zur Probe werde der spezielle Fall betrachtet, wo $R = r_1 = r$. Dafür ergibt sich aus der Formel der erwartete Ausdruck:

$$1 + \frac{r\pi}{4} + L - \frac{r\pi}{2} + d + \frac{r\pi}{4} = 1 + L + d.$$

Ist $L < \frac{R\pi}{2}$, so daß die halbkugeligen Kuppen über der Grundfläche und dem Diaphragma interferieren, so wird der Ausdruck $\frac{r^2}{R^2}\left(L - \frac{R\pi}{2}\right)$ negativ.

Vierter Fall (Fig. 7—10). Die zylindrische Röhre ist kombiniert mit einem kegelförmigen Aufsatz.

Unter verschiedenen Formeln, die für den Widerstand eines Kegelstumpfs versuchsweise aufgestellt wurden, kommt den Resultaten der Experimente die am nächsten, in der angenommen ist, daß der Widerstand direkt proportional ist der Länge der Achse und umgekehrt proportional dem Produkt aus den Radien der beiden Grundflächen. Dem Radius beim Zylinder entspricht also beim Kegelstumpf das geometrische Mittel aus den Radien der Grundflächen, $\sqrt{R \cdot R_1}$.

Fall A (Fig. 7). Die breite Grundfläche des Kegels schließt an die enge zylindrische Röhre an, die enge Öffnung des Kegelstumpfs mündet nach außen. Die Länge des Zylinders ist wieder l, sein Radius r; der Radius der Grundfläche des Kegels ist R, der Radius der Außenmündung R_1, die Länge der Kegelachse L.

Über der Grundfläche des konischen Aufsatzes und ebenso unter seiner Mündung ist Kuppenbildung anzunehmen. Diese Kuppen können aber nicht die Form einer Halbkugel haben, sondern müssen abgeplattet

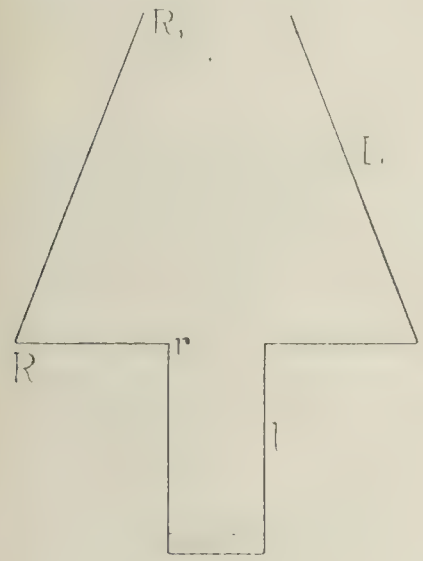


Fig. 7.

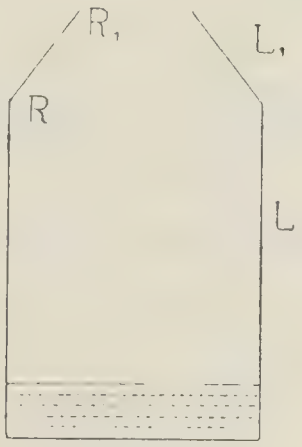


Fig. 8.

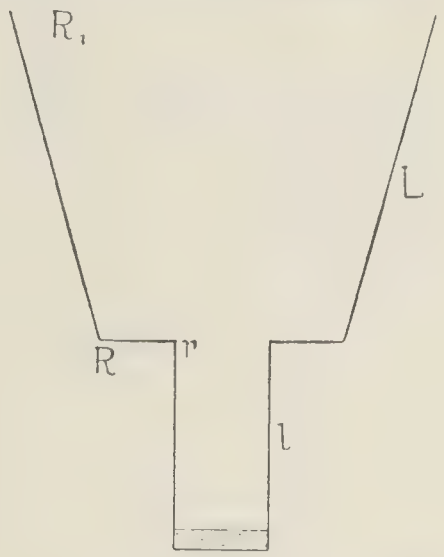


Fig. 9.

sein. Eine genauere Untersuchung verdanke ich Dr. Degenhart. Er nimmt als Radius der Kugel, deren die Kegelwand berührende Haube die untere Kuppe darstellt, $\frac{R}{\sin \alpha}$, als Radius der oberen Kuppe entsprechend $\frac{r^1}{\sin \alpha}$, wenn α der Winkel zwischen der Grundfläche des Kegels und dem Kegelmantel ist. Die Berechnung des zwischen den beiden flachen Kuppen liegenden Raums bietet aber sehr bedeutende Schwierigkeiten. Und anstatt eine immerhin noch recht komplizierte Näherungsformel zu verwenden, berechne ich den Widerstand des Kegelstumpfs als den Widerstand eines Zylinders, dessen Radius gleich dem geometrischen Mittel aus den Radien der Grundflächen des Kegelstumpfs ist. Dazu kommt dann noch die Kuppe über der Außenmündung. Die wirksame Länge des Systems ist dann in ruhiger Luft

$$\lambda = l + \frac{r\pi}{4} + \frac{r^2}{R \cdot R_1} \cdot \left(L - \frac{\pi}{4} \sqrt{R \cdot R_1} \right) + \frac{r^2}{R_1^2} \cdot \frac{R_1 \pi}{4}.$$

In bewegter Luft fällt das letzte Glied der Summe weg.

B (Fig. 8). Der aufgesetzte Kegelstumpf hat an seinem unteren, weiteren Ende denselben Radius R wie der Zylinder. Der kleinere Radius der Außenmündung ist R_1, die Länge des konischen Aufsatzes ist L_1. Dann ist in ruhiger Luft

$$\lambda = L + \frac{R^2}{R \cdot R_1} \cdot L_1 + \frac{R^2}{R_1^2} \cdot \frac{R_1 \pi}{4},$$

und in bewegter Luft

$$\lambda = L + \frac{R^2}{R \cdot R_1} \cdot L_1.$$

C (Fig. 9). Der Kegelstumpf erweitert sich nach außen. Das untere, engere Ende ist weiter als der Zylinder. In ruhiger Luft ist

$$\lambda = l + \frac{r\pi}{4} + \frac{r^2}{R \cdot R_1} \left(L - \frac{\pi}{4} \sqrt{R R_1} \right) + \frac{r^2}{R_1^2} \cdot \frac{R_1 \pi}{4};$$

in bewegter Luft fällt das letzte Glied.

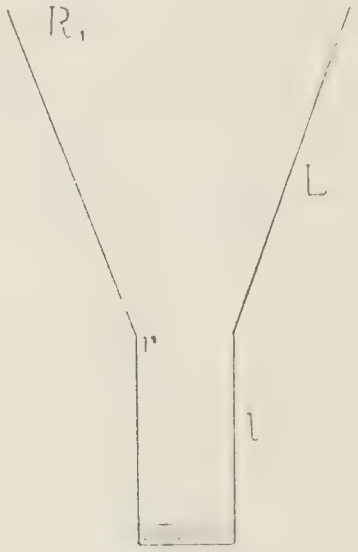


Fig. 10.

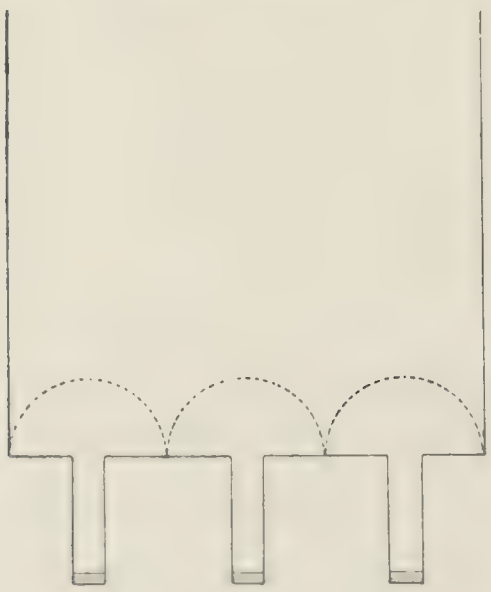


Fig. 11.

D (Fig. 10). Der Kegelstumpf erweitert sich nach außen, und dabei ist R = r, d. h. das System: Zylinder + Kegel hat die Form eines einfachen Trichters. Die Anfänge der Kuppenbildung an der Grenze zwischen Zylinder und Kegel werden vernachlässigt, an der äußeren weiten Mündung des Kegels kann sich nach innen keine Kuppe bilden, es erhält also die wirksame Länge für ruhige Luft den Wert

$$\lambda = l + \frac{r^2}{r \cdot R_1} \cdot L + \frac{r^2}{R_1^2} \cdot \frac{R_1 \pi}{4}.$$

In bewegter Luft fällt das letzte Glied.

Die Formeln 4A—4D stimmen am ehesten für Kegelformen, die sich dem Zylinder nähern, sie stimmen schlecht für Kegel mit großem Öffnungswinkel.

Fünfter Fall (Fig. 11). Mehrere enge Röhren münden gemeinsam in eine weite Aufsatzröhre, wie etwa bei Nerium zahlreiche Spaltöffnungen in eine Krypte münden.

Nehmen wir eine größere Zahl n von engen Röhren an, die die Länge l und den Radius r haben, dann ist die Diffusion durch den ganzen Röhrenkomplex in bewegter Luft

$$\frac{n \cdot r^2 \pi}{l}.$$

A (Fig. 11). Wird nun auf die Platte, die die Mündungen der Röhren verbindet, eine weite zylindrische Röhre von der Länge L und dem Radius R aufgesetzt, so wird die Diffusionskapazität des Systems, wenn wir an L keine Korrektion für die kleinen Kuppen anbringen, heruntergedrückt auf

$$\frac{n \cdot r^2 \pi}{l + \frac{r\pi}{4} + \frac{n\, r^2}{R^2} \cdot L.}$$

Oder, auf die einzelne enge Röhre bezogen: die wirksame Länge, die ohne den Aufsatz $\lambda = l$ beträgt, steigt durch den Aufsatz auf

$$\lambda_1 = l + \frac{r\pi}{4} + \frac{n\, r^2}{R^2} \cdot L.$$

B. Der Aufsatz hat die Form eines Kegelstumpfes, der sich nach außen verengt. Der Radius der Grundfläche sei R, der der Außenmündung R_1, die Länge L, dann ist der Widerstand des Kegelstumpfes $\frac{L}{R \cdot R_1}$, und die wirksame Länge des ganzen Systems ist

$$\lambda = l + \frac{r\pi}{4} + \frac{n\, r^2}{R \cdot R_1} \cdot L.$$

Für spätere Verweisung seien die Formeln für die verschiedenen Fälle noch einmal zusammen aufgeführt. Bei der Ableitung der Formeln war bis jetzt angenommen, daß der Boden der Diffusionsröhre selbst von der verdampfenden Flüssigkeit bedeckt sei. Bei den Spaltöffnungen und ebenso in den bald zu beschreibenden Experimenten (mit Ausnahme von 6) öffnet sich aber die Röhre vom Radius r nach unten in einen dampferfüllten Raum, so daß sich auch hier die Kuppe bildet. Dieser Faktor ist bei den Formeln 3—7 noch eingeführt, d. h. l ist ersetzt durch $l + \frac{r\pi}{4}$. a ist der Wert für ruhige, b der für bewegte Luft.

1. Einfache Röhre, deren Boden mit Flüssigkeit bedeckt ist.

   a) $\lambda = L + \frac{R\pi}{4}$.

   b) $\lambda = L$.

2. Röhre mit einfach durchbohrtem Diaphragma an der Mündung.

a) $\lambda = L - \frac{R\pi}{4} + \frac{R^2}{r^2}\left(d + \frac{r\pi}{2}\right)$.

b) $\lambda = L - \frac{R\pi}{4} + \frac{R^2}{r^2}\left(d + \frac{r\pi}{4}\right)$.

3. Kanal über einer die Flüssigkeit enthaltenden weiten Kammer.

a) $\lambda = 1 + \frac{r\pi}{2}$.

b) $\lambda = 1 + \frac{r\pi}{4}$.

4. Kanal über einer Kammer, mit weitem zylindrischem, oben offenem Aufsatz.

a) $\lambda = 1 + \frac{r\pi}{2} + \frac{r^2}{R^2} \cdot L$.

b) $\lambda = 1 + \frac{r\pi}{2} + \frac{r^2}{R^2}\left(L - \frac{R\pi}{4}\right)$.

5. Kanal über einer Kammer, mit weitem zylindrischem, oben bis auf eine zentrale Öffnung bedecktem Aufsatz.

a) $\lambda = 1 + \frac{r\pi}{2} + \frac{r^2}{R^2}\left(L - \frac{R\pi}{2}\right) + \frac{r^2}{r_1^2}\left(d + \frac{r_1\pi}{2}\right)$.

b) $\lambda = 1 + \frac{r\pi}{2} + \frac{r^2}{R^2}\left(L - \frac{R\pi}{2}\right) + \frac{r^2}{r_1^2}\left(d + \frac{r_1\pi}{4}\right)$.

6. Kanal über einer Kammer, mit einem weiten konischen, nach oben verengten Aufsatz.

a) $\lambda = 1 + \frac{r\pi}{2} + \frac{r^2}{R \cdot R_1}\left(L - \frac{\pi}{4}\sqrt{R \cdot R_1}\right) + \frac{r^2}{r_1} \cdot \frac{\pi}{4}$.

b) $\lambda = 1 + \frac{r\pi}{2} + \frac{r^2}{R \cdot R_1}\left(L - \frac{\pi}{4}\sqrt{R \cdot R_1}\right)$.

7. Kanal über einer Kammer, mit einem konischen, nach außen erweiterten Aufsatz zu einem Trichter verbunden.

a) $\lambda = 1 + \frac{r\pi}{4} + \frac{r}{R} \cdot L + \frac{r^2}{R} \cdot \frac{\pi}{4}$.

b) $\lambda = 1 + \frac{r\pi}{4} + \frac{r}{R} \cdot L$.

3. Experimente zum Problem der eingesenkten Spaltöffnungen.

Um experimentelle Daten für die Prüfung der theoretisch abgeleiteten Formeln zu erhalten, wurden einfache Modelle gewöhnlicher und eingesenkter Spaltöffnungen hergestellt (Fig. 12 u. 13). Auf zwei zylindrische Glasschalen von 68 mm lichtem Durchmesser und 40 mm

Höhe wurden dicht anschließende Deckel aus dünnem Messingblech aufgesetzt, deren überfallender Rand mit geschmolzenem Paraffin oder mit Plastilin gedichtet wurde. Die Deckel hatten in der Mitte eine kreisrunde Öffnung von 10 mm Durchmesser, und hier war eine gleich weite, 36 mm lange Röhre aufgelötet. Die Röhre trug am oberen Ende wieder eine zentral durchbohrte Blechscheibe von 70 mm Durchmesser. Wurden nun in die beiden Glasschalen etwa 40 ccm destill. Wasser eingegossen, so daß das Wasser einige Millimeter hoch den Boden bedeckte, so stellte der Schalenraum bis zum Blechdeckel die Atemhöhle einer Spaltöffnung dar, die Röhre den Porus und die obere Platte die Oberfläche des Blattes. Die beiden Schalen kamen in diesem Zustand, gleich weit von einem mit trockenem Chlorkalzium gefüllten flachen Gefäß entfernt, unter eine 40 cm hohe und 28 cm weite Glasglocke, die mit Plastilin luftdicht auf eine Glasplatte aufgesetzt wurde. In dem trockenen Luftraum fand ziemlich ausgiebige Diffusion von

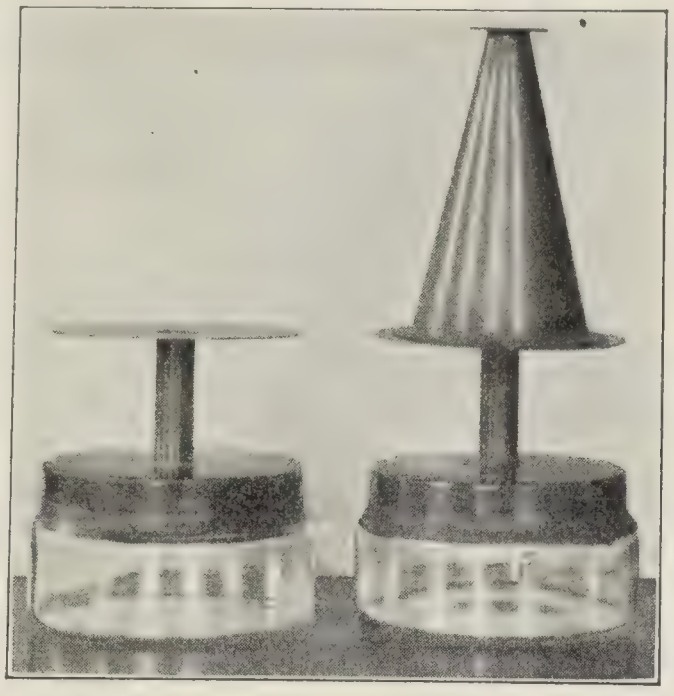


Fig. 12. Die beiden als Modelle dienenden Schalen mit ihren Deckeln, die eine mit dem konischen Aufsatz.

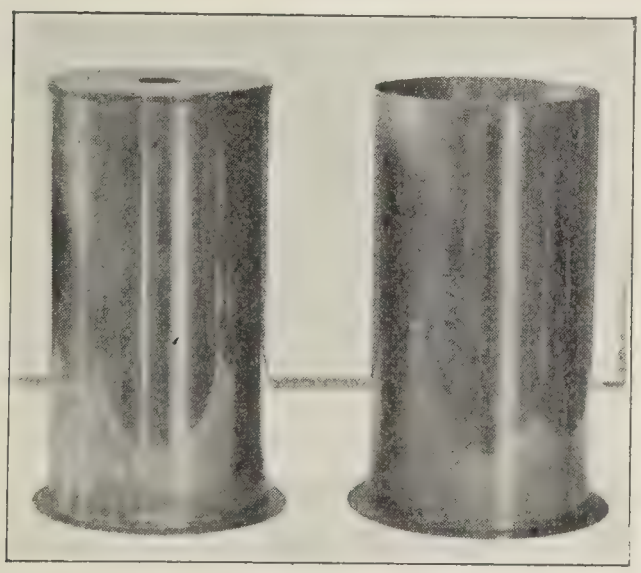


Fig. 13.

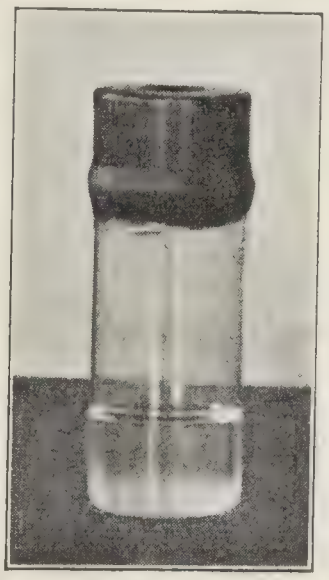


Fig. 13 *a*.

Fig. 13. Rechts der zylindrische, oben offene Aufsatz I, links der zylindrische, mit durchbohrtem Deckel versehene Aufsatz II.

Fig. 13 *a*. Zylinderglas mit durchbohrtem Deckel.

Wasserdampf statt, und der Gewichtsverlust der beiden Apparate wurde in Zwischenräumen von 2—3 Tagen mit Hilfe einer Präzisionswage

bestimmt. Durch mehrere Wägungen wurde das Verhältnis der „Transpiration“ der beiden „Spaltöffnungsapparate“ ermittelt, dann wurde das eine Modell in eine „eingesenkte Spaltöffnung“ verwandelt, indem auf die obere Platte Blechhülsen von verschiedener Form luftdicht aufgesetzt wurden.

Aufsatz I (Fig. 13 rechts) ist ein oben offener Zylinder, dessen Radius 26,5 mm, dessen Länge 101 mm.

Aufsatz II (Fig. 13 links) ist ein Zylinder von 26,5 mm Radius, 103 mm Länge, oben mit einem Deckel, der ein zentrales Loch von 5,4 mm Radius besitzt.

Aufsatz III (Fig. 12) hat die Form eines Kegelstumpfs; die Radien der Grundflächen sind 24,5 und 5 mm, die Länge 84 mm.

Der umgebogene Rand der Hülsen wurde direkt auf die obere Platte der Apparate gesetzt und dann eine dünne Plastilinschicht über den Hülsenrand und den vorstehenden Saum der Platte geklebt. Der andere Apparat blieb unverändert, doch wurde er auf einen Untersatz gestellt, so daß die äußeren Mündungen der beiden Modelle wieder in gleiche Höhe und in gleiche Entfernung von dem Chlorkalzium kamen. Wurde jetzt wieder das Verhältnis der Gewichtsverluste bestimmt, so ließ sich durch Vergleichung dieses mit dem vorher erhaltenen Resultat die Depression berechnen, die die Diffusionskapazität des einen Apparates durch das Anbringen des Aufsatzes, also die Spaltöffnung durch die Einsenkung, erlitt. Weil die beiden Apparate jedem Wechsel der äußeren Bedingungen, hauptsächlich der Temperatur, wohl in gleicher Weise unterworfen waren und immer nur das Verhältnis der Diffusionen berücksichtigt wurde, war eine Konstanthaltung der Temperatur überflüssig.

In der Mehrzahl der Versuche wurde anstelle von Wasser absoluter Alkohol verwendet, der rascheren Verdampfung wegen. Die Apparate kamen in einen Schrank oder oben auf einen Schrank zu stehen. Die Blechdeckel wurden ebenso wie die Aufsätze mit Plastilin gedichtet. Ein Vorversuch ergab, daß Plastilin, wie zu erwarten, für Alkoholdampf nicht absolut undurchlässig ist. Ein 28 mm weites, teilweise mit Alkohol gefülltes Zylinderglas wurde mit einer dünnen Plastilindecke verschlossen und verlor trotzdem in 14^h 10 mg an Gewicht, dagegen ohne den Deckel in 14^h 0,5 g. An den Apparaten ist die freie Fläche, die das Plastilin den Alkoholdämpfen bietet, aber so klein, daß der Fehler, besonders weil er beide Apparate ziemlich gleich betrifft, vernachlässigt werden kann.

Für die Kombination einer weiten Röhre mit einem durchbohrten Diaphragma wurden Zylindergläser von 8,5 cm Höhe und 2,8 cm Weite verwendet. Das Diaphragma wurde in der Weise angebracht, daß eine genau schließende, 2 cm lange Blechhülse mit durchbohrtem Deckel (Durchmesser der Durchbohrung 12 mm, Dicke des Blechs 0,3 mm) über die Mündung des Zylinderglases geschoben und mit Plastilin gedichtet wurde (Fig. 13*a*).

In den nun folgenden Tabellen sind nur die Gesamtverluste in verhältnismäßig großen Zeitintervallen eingetragen. Die Wägungen wurden aber in viel kürzeren Intervallen gemacht und das Verhältnis zwischen den Gewichtsverlusten der beiden verglichenen Apparate ziemlich konstant gefunden. So sind z. B. die Zahlen der ersten Kolumne der Tabelle 1 das Resultat von 9, die der zweiten Kolumne von 7 Wägungen.

Versuch 1. Die Apparate mit destilliertem Wasser (und einer Spur Sublimat) beschickt, mit Chlorkalzium unter der Glocke. Am 22. Dez. 1908 auf den Apparat B der oben offene Zylinder I aufgesetzt, am 13. Jan. 1909 wieder abgenommen.

Tabelle 1.

	A und B ohne Aufsatz	A ohne, B mit Aufsatz
Intervalle zwischen den Wägungen	20. XI. 08 — 22. XII. 08 und 13. I. 09 — 18. I. 09	28. XII. 08 — 13. I. 09
Gesamtverlust von A in g	1,887	0,746
Gesamtverlust von B in g	2,194	0,793
Verhältnis der Verluste, B : A	1,167	1,063

Versuch 2. Die Schalen entleert und neu mit Wasser gefüllt, mit Chlorkalzium unter die Glocke. Am 8. Febr. wird auf den Apparat B der oben mit durchbohrtem Deckel versehene Zylinder II aufgesetzt.

Tabelle 2.

	A und B ohne Aufsatz	A ohne, B mit Aufsatz
Intervalle zwischen den Wägungen	28. I. — 8. II.	9. II. — 15. II.
Gesamtverlust von A in g	0,600	0,298
Gesamtverlust von B in g	0,694	0,280
Verhältnis der Verluste, B : A	1,157	0,9396

Versuch 3. Die Blechdeckel mit Plastilin neu aufgedichtet, die Schalen mit absolutem Alkohol beschickt, in einen Holzschrank gestellt. Am 11. März wird auf den Apparat A der oben mit durchbohrtem Deckel versehene Zylinder II aufgesetzt, am 15. März wieder abgenommen, am 17. März neuerdings aufgesetzt, am 20. März wieder abgenommen.

Tabelle 3.

	A und B ohne Aufsatz	A mit, B ohne Aufsatz
Intervalle zwischen den Wägungen	8. III. — 11. III., 15. III. — 17. III., 20. III. — 21. III.	11. III. — 15. III., 17. III. — 20. III.
Gesamtverlust von A in g	1,033	1,002
Gesamtverlust von B in g	1,047	1,249
Verhältnis der Verluste, A : B	0,987	0,802

Versuch 4. Fortsetzung von Versuch 3. Der Alkohol in den Schalen nicht erneuert, die Apparate auf einen Schrank gestellt. Am 27. März wird auf den Apparat A der oben offene Zylinder I aufgesetzt.

Tabelle 4.

	A und B ohne Aufsatz	A mit, B ohne Aufsatz
Intervalle zwischen den Wägungen	20. III. — 27. III.	28. III. — 31. III.
Gesamtverlust von A in g	1,305	0,500
Gesamtverlust von B in g	1,316	0,537
Verhältnis der Verluste, A : B	0,992	0,931

Versuch 5. Die Apparate neu gefüllt, mit 20 ccm Alkohol, auf einen Schrank gestellt. Am 8. April wurde auf den Apparat A der Blechkegel mit der Spitze nach oben aufgesetzt, am 13. April wieder abgenommen. Am 15. April der Kegel mit der Spitze nach unten sorgfältig so aufgesetzt, daß die enge Mündung mit der des Zylinders genau zusammenfiel. Am 21. April abgenommen. Am 23. April der Kegel wieder mit der Spitze nach oben aufgesetzt, am 27. April abgenommen, am 30. April mit der Spitze nach unten aufgesetzt, am 4. Mai abgenommen. Am 5. Mai das Experiment abgebrochen.

Der Übersichtlichkeit wegen sind die Ergebnisse in zwei Tabellen zusammengestellt, für die beiden Stellungen des Kegelaufsatzes.

Tabelle 5. Kegelförmiger Aufsatz mit der Spitze nach oben.

	A und B ohne Aufsatz	A mit, B ohne Aufsatz
Intervalle zwischen den Wägungen	5. IV. — 8. IV. und 21. IV. — 23. IV.	8. IV. — 13. IV. und 23. IV. — 27. IV.
Gesamtverlust von A in g	1,029	1,266
Gesamtverlust von B in g	1,032	1,835
Verhältnis der Verluste, A : B	1,0	0,690

Tabelle 6. Kegelförmiger Aufsatz mit der Spitze nach unten.

	A und B ohne Aufsatz	A mit, B ohne Aufsatz
Intervalle zwischen den Wägungen	13. IV. — 15. IV., 27. IV. — 30. IV., 4. V. — 5. V.	15. IV. — 21. IV., 30. IV. — 4. V.
Gesamtverlust von A in g	1,283	1,338
Gesamtverlust von B in g	1,285	1,789
Verhältnis der Verluste, A : B	1,0	0,748

Versuch 6. Zwei Zylindergläser je mit 20 ccm absolutem Alkohol gefüllt, auf einen Schrank gestellt. Am 28. April wird der Zylinder B mit dem durchbohrten Diaphragma bedeckt, am 4. Mai wird das Diaphragma wieder abgenommen. Die Entfernung des Alkoholniveaus von der Mündung der Zylinder ist am Anfang des Versuchs 52 mm, am Ende ist sie bei A 63 mm, bei B 60 mm. Das Verhältnis der Verluste B : A wird deshalb von einem Tag zum andern größer. Es sind nur die vergleichbaren Wägungen angegeben.

Tabelle 7.

	A und B ohne Diaphragma		A ohne, B mit Diaphragma	
	a	b	a	b
Intervalle zwischen den Wägungen	27. IV.—28. IV.	4. V.—5. V.	28. IV. Morgen - Abend	3. V.—4. V.
Verlust von A in g	1,462	0,917	0,530	0,685
Verlust von B in g	1,433	0,974	0,362	0,507
Verhältnis der Verluste, B : A	0,980	1,062	0,683	0,740

Tabelle 8.

In der folgenden Tabelle 8 ist dargestellt, wie die wirksamen Längen λ der Diffusionsröhre, nach den oben abgeleiteten Formeln berechnet, durch die Aufsätze vergrößert werden, und wie die Diffusionskapazität der Apparate durch die Aufsätze vermindert wird. Die Dif-

Tabelle 8.

Nr. der Tabelle	1 und 4	2 und 3	5	6	7 a	7 b
Maße der Apparate in mm .	l = 36, r = 5; L = 101, R = 26,5	l = 36, r = 5; L = 103, R = 26,5 $r_1 = 5{,}4$	l = 36. r = 5; L = 84, R = 24,5 $R_1 = 5$	l = 36, r = 5; L = 84, R = 24,5	L = 52, R = 14; r = 6,35, d = 0,3; c = 1 [1])	L = 60, R = 14; r = 6,35, d = 0,3; c = 1 [1])
λ ohne Aufsatz	43,85	43,85	43,85	43,85	62,99	70,99
berechnet n. Formel (pag. 473)	3a	3a	3a	3a	1a	1a
λ mit Aufsatz	47,45	53,56	62,91	57,86	91,93	99,93
berechnet n. Formel (pag. 474)	4a	5a	6a	7a	2a	2a
Verhältnis $\frac{\lambda \text{ ohne Aufsatz}}{\lambda \text{ mit Aufsatz}}$.	0,924	0,819	0,697	0,758	0,685	0,71
Berechnete Depression der Diffusion in Prozent . .	7,6	18,1	30,3	24,2	31.5	29

1) Der Rand des Zylinderglases war nicht ganz gerade abgeschnitten, durch das Aufsetzen des Diaphragmas wurde deshalb der Zylinderraum um 1 mm verlängert. Dieses c = 1 ist also zu L zu addieren.

fusionskapazitäten verhalten sich umgekehrt wie die wirksamen Längen. Ist also λ die wirksame Länge des Apparates ohne Aufsatz, λ_1 die des Apparates mit Aufsatz, und sind D und D_1 die entsprechenden Diffusionskapazitäten, so ist $\lambda : \lambda_1 = D_1 : D$. Die Zahlen in der vorletzten horizontalen Kolumne geben also die Verhältniswerte $D_1 : D$, und daraus ist in der letzten Kolumne die Differenz $D - D_1$ in Prozenten von D berechnet.

Tabelle 9.

Als Apparat I ist der bezeichnet, an dem der Aufsatz angebracht wird. Die beiden ersten horizontalen Kolumnen der Tabelle 9 geben die in den Versuchen 1—6 gewonnenen mittleren Verhältniszahlen, die in den Tabellen 1—7 in den untersten Kolumnen stehen. Die Division des Wertes in der 2. Kolumne durch den entsprechenden Wert in der 1. Kolumne gibt das Verhältnis zwischen der Diffusion des Apparates mit Aufsatz und der Diffusion desselben Apparates ohne Aufsatz; diese Quotienten stehen in der 3. Kolumne. In der 4. Kolumne ist aus den Werten der 3. Kolumne die Verminderung der Diffusion, wie sie im Experiment durch die Aufsätze herbeigeführt wurde, in Prozenten berechnet. In der letzten Kolumne ist dieser beobachteten Depression der nach Tabelle 8 theoretisch abgeleitete Wert gegenübergestellt.

Tabelle 9.

Nr. der Tabelle	1	4	2	3	5	6	7 a	7 b
Gewichtsverlust d. App. I ohne Aufsatz / Gewichtsverlust d. Apparates II	1,167	0,992	1,157	0,987	1,00	1,00	0,980	1,062
Verlust Apparat I mit Aufsatz / Apparat II . . .	1,063	0,931	0,9396	0,802	0,69	0,748	0,683	0,740
Verlust Apparat I mit Aufsatz / Apparat I ohne Aufsatz . . .	0,914	0,939	0,812	0,813	0,69	0,748	0,697	0,697
Beobachtete Depression der Diffusion in Prozent	8,6	6,1	18,8	18,7	31	25,2	30,3	30,3
Berechnete Depression der Diffusion in Prozent (Tabelle 8)	7,6	7,6	18,1	18,1	30,3	24,3	31,5	29

Diskussion der Ergebnisse.

Die Übereinstimmung der experimentellen Daten mit den theoretisch berechneten Werten ist in verschiedenen Fällen nicht sehr nahe. Das ist bei der Ungenauigkeit der Messungen und dem Vorhandensein unregelmäßiger Luftströmungen nicht anders zu erwarten.

Im Versuch 1 konnte innerhalb der Glasglocke über der weiten Aufsatzröhre die Kuppe sich nicht ungestört bilden, und die Diffusion wurde dadurch deprimiert. Im Versuch 4 stand der Apparat frei auf

einem Schrank, und unter solchen Umständen fällt der Widerstand weiter offener Röhren, wie spätere Versuche (vgl. p. 489) ergeben haben, geringer aus als theoretisch zu erwarten. Die Richtung der Abweichung in den Versuchen 1 und 4 ist also erklärlich. Im Versuch 7 entfernen sich die beobachteten Werte nach entgegengesetzten Richtungen gleichweit vom berechneten Wert.

Für zylindrische Röhrenformen kommen die gegebenen Ausdrücke der exakten Fassung vielleicht recht nahe, während die Werte für konische Röhren sicher nur ganz grobe Näherungen darstellen. Durch kompliziertere Formeln (auf einem etwas einfacheren Weg als dem von Dr. Degenhart angegebenen, vgl. pag. 471) wurde eine bedeutend engere Annäherung an den empirisch gefundenen Wert erreicht, aber der anspruchsvolle Buchstabenapparat schien mir in keinem Verhältnis zu der Bedeutung des praktischen Endziels zu stehen.

Jedenfalls dürfen die Versuchsergebnisse dahin interpretiert werden, daß die oben aufgestellten Formeln für unsere praktischen Zwecke genügen.

4. Die Gesetze der Diffusion in ihrer Anwendung auf die stomatare Transpiration.

Bis jetzt sind nur isolierte Diffusionsröhren behandelt worden, die selbständig arbeiten, ohne durch in der Nähe erfolgende Diffusionsvorgänge beeinflußt zu werden. In der Spaltöffnungen führenden Epidermis haben wir aber auf kleinem Raum außerordentlich zahlreiche, sehr enge Röhren vor uns, die zur gleichen Zeit Wasserdampf ausströmen lassen, und es ist nun zu untersuchen, ob diese eng benachbarten Diffusionsröhren nicht in irgend einer Weise aufeinander einwirken.

Nach Brown und Escombe (1900, pag. 276) ist eine gegenseitige Beeinflussung der Spaltöffnungen nicht vorhanden. Die Menge des einer Blattoberfläche durch die Spaltöffnungen entströmenden Dampfes soll, von den physikalischen Außenbedingungen abgesehen, nur von der Zahl der Stomata und den Dimensionen des einzelnen Spaltöffnungsapparates abhängen.

Wenn $C \cdot \frac{r^2\pi}{1+\frac{r\pi}{4}}$ bzw. $C \cdot \frac{r^2\pi}{1+\frac{r\pi}{2}}$ die Werte für die Diffusionskapazität[1]) der einzelnen Spaltöffnung bei bewegter bzw. ruhiger Luft sind, so sind diese Werte nur mit der Zahl der Spaltöffnungen zu

1) C bedeutet eine Konstante.

multiplizieren, wenn wir die Transpirationsgröße eines gegebenen Organs berechnen wollen.

Diese Annahme steht im Widerspruch mit den von Brown und Escombe (1900, pag. 266) entwickelten Formeln für die Diffusion durch multiperforate septa und führt in der Tat zu unmöglichen Konsequenzen, wenn wir die Verhältnisse in ruhiger Luft betrachten.

Die Diffusionskapazität einer einfachen Röhre in ruhiger Luft ist, wie oben dargestellt, ausgedrückt durch

$$C \cdot \frac{R^2\pi}{L + \frac{R\pi}{4}}.$$

Wird nun $L = 0$, so nimmt der Ausdruck den Wert $C \cdot 4R$ an, d. h. die Verdampfungsverluste freier, nicht in Röhren eingeschlossener Wasserflächen sind in ruhiger Luft dem Radius, nicht der Fläche proportional, was eben von der Bildung der Kuppe herrührt. Haben wir also nebeneinander einerseits eine Wasserfläche von 1 qcm Flächeninhalt, andererseits 100 kleine Wasserflächen von je 1 qmm, also in Summa wieder von 1 qcm Inhalt, so werden die kleinen Flächen, vorausgesetzt, daß sie genügend weit voneinander entfernt sind, in der Zeiteinheit miteinander 10mal so viel Dampf abgeben als die zusammenhängende Fläche von 1 qcm. Rücken wir nun die kleinen evaporierenden Flächen immer näher zusammen, bis sie zuletzt keine Zwischenräume mehr zwischen sich lassen und miteinander die Fläche von 1 qcm einnehmen, so wird die Diffusionskapazität stetig bis zu der Evaporationsgröße des zusammenhängenden Quadratzentimeters abnehmen. Daraus geht hervor, daß nahe nebeneinander vor sich gehende Diffusionsprozesse einander in der Weise beeinflussen, daß sie sich gegenseitig verzögern.

Bei der Behandlung der multiperforate septa ist dieser Erscheinung von Brown und Escombe Rechnung getragen (1900, pag. 266). Ist eine weite Röhre von der Länge L und dem Radius R mit einer Platte von der Dicke d bedeckt, die sehr zahlreiche (n), sehr kleine Durchbohrungen vom Radius r besitzt, so ist in ruhiger Luft die Diffusionskapazität des Systems

$$C \cdot \frac{R^2\pi}{R\frac{\pi}{4} + \frac{R^2\pi}{n \cdot r^2\pi}\left(d + \frac{r\pi}{2}\right)}.$$

Wie man sieht, sind für die kleinen Löcher die äußeren wie die inneren Kuppen angenommen, aber dazu, was zunächst nicht einleuchtet, ist auch für die ganze weite Röhre die Bildung der äußeren Kuppe vorausgesetzt. Das wird verständlich, wenn man sich vorstellt, daß die

bedeutenden Mengen von Dampf, die aus den zahlreichen Löchern ausströmen, sich über der Platte nach allen Seiten ausbreiten und, ganz ähnlich wie über der offenen Röhre, eine große zusammenhängende Kuppe bilden. Die Experimente von Brown und Escombe haben die Richtigkeit der Formel unzweideutig dargetan, und zudem läßt sich leicht ausrechnen, daß der durch eine vielfach und fein durchbohrte Platte eingeführte Widerstand geringer ist als der Widerstand der äußeren Kuppe über der weiten Röhre. Käme also diese große Kuppe nicht zur Bildung, so würde durch die Anbringung des durchbohrten Diaphragmas die Diffusion erhöht, was natürlich nicht der Fall sein kann.

Diese Beziehungen haben Brown und Escombe bei der Betrachtung des Laubblattes übersehen[1]). Das Mesophyll ist mit einer zusammenhängenden Wasserfläche zu vergleichen, die Epidermis bildet eine sehr fein durchlöcherte Platte über dieser Fläche, deren Dimensionen in ruhiger Luft eine für die Größe der Diffusion sehr bedeutsame Rolle spielen.

Es sei R der Radius eines kreisförmig gedachten Blattes, n die Zahl der Spaltöffnungen auf je einer Blattseite, r und l der Radius bzw. die Länge des Porus, dann ist die Diffusionskapazität sämtlicher Spalten in absolut ruhiger Luft

$$C \cdot \frac{2\,R^2\pi}{R\frac{\pi}{4} + \frac{R^2\pi}{n \cdot r^2\pi} \cdot \left(l + \frac{r\pi}{2}\right)}.$$

Nach Brown und Escombe wäre anstelle dieses Wertes der Ausdruck

$$C \cdot \frac{2n \cdot r^2\pi}{l + \frac{r\pi}{2}}$$

zu setzen.

Doch läßt sich leicht zeigen, daß nach dieser Formel ein Blatt von 1 qcm Fläche, also 2 qcm Gesamtoberfläche, das 33000 Spaltöffnungen von denselben Dimensionen besäße, wie die von Helianthus annuus,. 13,38 g verdunsten würde in derselben Zeit, in der zwei je 1 qcm große, voneinander getrennte freie Wasserflächen miteinander 4,51 g verdampfen ließen. Transpirationsgrößen, die die Evaporation freier Wasserflächen auch nur erreichten, geschweige denn überträfen, sind noch nie beobachtet worden. Und nach meiner Formel ist die Transpiration des gegebenen Blattes auch geringer als 4,51, nämlich 3,38 g.

1) 1900, pag. 276; 1905, pag. 79; zitiert von Dixon, 1909, pag. 3.

In absolut ruhiger Luft müßte also die Transpiration gleichartiger Blätter den linearen Dimensionen, nicht der Fläche proportional sein, und ein großes Blatt müßte auf der Flächeneinheit deshalb weniger transpirieren als ein kleines. Wie weit diese Folgerung aus den Diffusionsgesetzen praktisch gilt, das soll im folgenden Abschnitt ermittelt werden.

Für bewegte Luft ist die von Brown und Escombe aufgestellte Formel beizubehalten. Wenn wir, wie vorher, von der Blattfläche anstatt von der Gesamtfläche der Durchbohrungen ausgehen, so erhalten wir den Ausdruck

$$C \cdot \frac{2\,R^2\pi}{\frac{R^2\pi}{n \cdot r^2\pi}\left(1+\frac{r\pi}{4}\right)} = C \cdot \frac{2\,n \cdot r^2\pi}{1+\frac{r\pi}{4}},$$

d. h. bei genügend stark bewegter Luft kommt die Blattfläche nicht in Betracht.

5. Experimente über Evaporation von freien Wasserflächen.

Es ist im vorausgehenden auseinandergesetzt, daß die ganze Spaltöffnungen führende Blattoberfläche, auch wenn wir von der kutikularen Transpiration absehen, sich in gewissem Sinn wie eine zusammenhängende evaporierende Wasserfläche verhält. Wie groß in absolut ruhiger Luft die Evaporation kleiner Wasserflächen ausfällt, ist nach den Daten von Brown und Escombe leicht zu berechnen. Wie sich aber ausgedehntere Flächen in einer nicht vollkommen ruhigen Atmosphäre verhalten, darüber finde ich keine Angaben. Und Anhaltspunkte dafür brauchen wir für die Beurteilung der Transpiration größerer Blätter.

Wird eine kleine Wasserfläche der Einwirkung ruhiger trockener Luft ausgesetzt, so wird in der allerersten Zeit die Evaporation mit derselben Geschwindigkeit erfolgen, wie wenn die trockene Luft über dem Wasser fortwährend erneuert würde. Aber sehr bald reichert sich die Atmosphäre über dem Wasser mit Dampf an, und wenn die „Kuppe“ sich vollkommen gebildet hat, ist der stationäre Zustand erreicht, in dem die Diffussionsgröße dargestellt wird durch den Ausdruck

$$C \cdot 4R.$$

Durch leichte Luftströmungen kann die Kuppe ganz oder teilweise weggewischt, die Diffusion zeitweilig gesteigert werden. Aber die Kuppe ist über der kleinen Fläche bald wieder hergestellt, und die Diffusion wird in dem, was wir ruhige Luft nennen, den berechneten Betrag nicht weit überschreiten.

Über einer großen Wasserfläche muß es geraume Zeit dauern, bis der regelmäßige Abfall der Dampfspannung, den wir als Kuppenbildung bezeichnet haben, sich einstellt. Und wenn von Zeit zu Zeit auch nur geringfügige Störungen in diesen Vorgang eingreifen, kann der stationäre Zustand vielleicht überhaupt nicht erreicht werden. Es ist also zu erwarten, daß für größere Flächen die Evaporation höher ausfällt, als die Formel $C \cdot 4R$ angibt.

Um absolute Werte anstelle der bis jetzt gegebenen Verhältniswerte zu erhalten, ist es nötig, die Dimensionen der betrachteten Apparate, die Dichtigkeitsdifferenz, die Zeit und den Koëffizienten der Diffussion von Wasserdampf in Luft in Einheiten des C. G. S.-Systems anzugeben.

Der Diffusionskoeffizient bei 0^0 und 760 mm Druck[1]) ist nach Brown und Escombe (1900, pag. 272 und 239) $k = 0{,}230$;

bei t^0 und p mm Druck ist

$$k = 0{,}230 \cdot \left(\frac{273 + t}{273}\right)^2 \cdot \frac{760}{p},$$

also z. B. bei 20^0 und 720 mm Druck

$$k = 0{,}279.$$

Die Potentialdifferenz ϱ ist nach Brown und Escombe, solange die Temperatur überall gleich ist, auszudrücken als die Differenz zwischen dem Gewicht eines Kubikzentimeters des bei der gegebenen Temperatur gesättigten Dampfes (denn über der evaporierenden Fläche wird der Dampf gesättigt sein) und dem. Gewicht eines Kubikzentimeters Dampf in der umgebenden Atmosphäre. Es sei z. B. $t = 20^0$ und die relative Luftfeuchtigkeit $F = 60\,\%$. 1 ccm des bei 20^0 gesättigten, $100\,\%$igen Dampfs wiegt 0,0000173 g[2]). Die Differenz zwischen dem spezifischen Gewicht des $100\,\%$igen und dem des $60\,\%$igen Dampfs ist dann gleich dem Gewicht von 1 ccm des $40\,\%$igen Dampfs oder $\varrho = 0{,}00000692$ g.

Wird eine kreisförmige Wasserfläche vom Radius R in vollkommen ruhiger Luft exponiert, so berechnet sich die in Gramm ausgedrückte

1) Über die Bedeutung des Luftdruckes vgl. Hann, 1906, pag. 157. Es scheint mir logisch, die Wirkung des Atmosphärendruckes als Beeinflussung des Diffusionskoëffizienten aufzufassen; weder Brown noch Hann äußern sich darüber.

Nachträgliche Anmerkung. O. E. Meyer (in „Die kinetische Theorie der Gase", 2. Aufl., Breslau 1899) sagt pag. 251 ausdrücklich, „daß der Wert dieses Koëffizienten dem Gesamtdruck der Gase umgekehrt proportional ist, so daß die Mischung in verdünnten Gasen rascher von statten geht". Dasselbe ausführlicher pag. 270.

2) Nach Kohlrausch, Kleiner Leitfaden der praktischen Physik. Leipzig 1900. Hygrometrische Tabelle pag. 250. Dieser Tabelle sind die Werte für sämtliche Berechnungen entnommen.

Menge Dampf, die in 1 Sekunde in die Luft entweicht, nach der Formel

$$k \cdot \varrho \cdot 4R.$$

Experimente.

Schalen und Zylinder von verschiedenem Durchmesser wurden auf der Wage stehend mit destilliertem Wasser sorgfältig bis zum Rand gefüllt und die Gewichtsverluste in längeren oder kürzeren Intervallen bestimmt. Im ersten Fall wurde die Wage nach jeder Wägung arretiert, im zweiten Fall wurde sie zwischen den Wägungen in leiser Schwingung erhalten. Die Wage stand entweder in einem vor Luftbewegung gut geschützten Dunkelzimmer, das nur zum Zweck der Wägungen betreten wurde, oder gewöhnlich in meinem Arbeitszimmer in der Nähe eines Fensters und einer Tür, die gelegentlich geöffnet wurde; auch Gehen in der Nähe des Apparats wurde nicht vermieden. Die Atmosphäre war demnach in diesem Raume selten ganz ruhig, aber doch in einem Zustande, der im Freien schon die äußerste Bewegungslosigkeit darstellt.

Im folgenden bedeutet R den Radius der kreisförmigen Wasserfläche, t die mittlere Temperatur, F die mittlere relative Luftfeuchtigkeit, die mit einem Haarhygrometer bestimmt wurde. Barometerbeobachtungen zu machen wurde leider versäumt; es wurde deshalb überall der mittlere Druck von 720 mm angenommen. Danach sind also der Diffusionskoëffizient k und der Dichtigkeitsabfall ϱ zu berechnen.

Der Gewichtsverlust der Gefäße ist auf 1 Minute zurückgeführt. In den Berechnungen bedeutet deshalb C so viel wie $k \cdot \varrho \cdot 60$.

Zylinder I: $R = 0{,}55$ cm. $t = 17{,}5^0$. $F = 61\,\%$. Versuchsdauer $3^1/_2$ Stunden.

Verlust in 1′: 0,00033 g; 0,00038 g.

Berechnet: $C \cdot 4\,R = 0{,}00021$ g,
$C \cdot 4\,R\pi = 0{,}00066$ g,
$C \cdot R^2\pi = 0{,}000092$ g.

Schale II: $R = 1{,}9$ cm. $t = 19^0$. $F = 59\,\%$. Versuchsdauer 9 Stdn.

Verlust in 1′: 0,0025 g; 0,002 g; 0,0016 g.

$C \cdot 4\,R = 0{,}00084$ g,
$C \cdot 4\,R\pi = 0{,}0025$ g,
$C \cdot R^2\pi = 0{,}00127$ g.

Zylinder III: $R = 2{,}325$ cm. $t = 18^0$. $F = 61\,\%$. Versuchsdauer $3^1/_2$ Stunden.

Verlust in 1′: 0,0024 g; 0,0023 g; 0,0020 g.

$C \cdot 4\,R\pi = 0{,}0029$ g,
$C \cdot R^2\pi = 0{,}00169$ g.

Schale IV: R = 3,3 cm. t = 17°. F = 60%. Versuchsdauer $3^1/_2$ Stunden.

Verlust in 1′: 0,0042 g; 0,0037 g; 0,0037 g.

$C \cdot 4\ R\pi = 0{,}00396$ g.

$C \cdot R^2\pi = 0{,}00327$ g.

Schale V: R = 4 cm. Im Dunkelzimmer.

a) t = 18°. F = 67%. Versuchsdauer 45 Minuten.

Verlust in 1′: 0,0041 g; 0,0042 g.

$C \cdot 4\ R\pi = 0{,}0042$ g,

$C \cdot R^2\pi = 0{,}0042$ g.

b) t = 17°. F = 63%. Versuchsdauer 1 Stunde.

Verlust in 1′: 0,0047 g.

$C \cdot 4\ R\pi = 0{,}0043$ g,

$C \cdot R^2\pi = 0{,}0043$ g.

Schale VI: R = 4.55 cm.

a) t = 17°. F = 59%. Versuchsdauer 2 Stunden.

Verlust in 1′: 0,0059 g.

$C \cdot 4\ R\pi = 0{,}00567$ g,

$C \cdot R^2\pi = 0{,}0063$ g.

b) t = 16,5°. F = 61,5%. Versuchsdauer 45 Minuten.

Verlust in 1′: 0,007 g.

$C \cdot 4\ R\pi = 0{,}0052$ g,

$C \cdot R^2\pi = 0{,}0058$ g.

c) t = 19°. F = 59%. Versuchsdauer 1 Stunde.

Verlust in 1′ (die Wage schwingt): 0,009 g; 0,008 g.

„ 1′ (die Wage ist arretiert): 0,007 g.

$C \cdot 4\ R\pi = 0{,}0065$ g,

$C \cdot R^2\pi = 0{,}0072$ g.

Tabelle 10.

	Beobachtet	Berechnet aus $C \cdot 4\ R$	Berechnet aus $C \cdot 4\ R\pi$	Berechnet aus $C \cdot R^2\pi$
I. R = 0,55	3,6	**2,1**	6,6	0,92
II. R = 1,9	25	8,4	**25**	12,7
III. R = 2,33	24		**29**	16,9
IV. R = 3,3	42		**39,6**	32,7
V. R = 4 a)	41		**42**	**42**
b)	47		**43**	**43**
VI. R = 4,55 a)	59		**56,7**	**63**
b)	70		52	**58**
c)	80		65	**72**

Die Ergebnisse der Versuche sind in der Tabelle 10 zusammengestellt. Aus dieser ist zunächst, wenn auch die in den verschiedenen Versuchen gewonnenen Werte wegen der Verschiedenheit der äußeren Bedingungen nicht genau vergleichbar sind, zu ersehen, daß die Diffusionsgrößen eher dem Radius folgen als der Fläche. Und weiter, daß die absolute Größe der Evaporation bei einer Länge des Radius zwischen 2 und 4 cm sich ungefähr errechnet, wenn der theoretische Ausdruck $C \cdot 4R$ mit π multipliziert wird. Unter 2 cm Radiuslänge kommt $C \cdot 4R$ dem beobachteten Wert näher als dem Wert $C \cdot 4R\pi$, über 4 cm Radius ist nicht nur $C \cdot 4R\pi$, sondern sogar $C \cdot R^2\pi$ kleiner als die im Experiment gefundene Größe. Diese Verschiebung der Diffusionsgröße, die sich immer weiter von $C \cdot 4R$ entfernt, entspricht den Vorstellungen, die oben über die Kuppenbildung bei verschieden großen Flächen entwickelt worden sind. Wird $R > 5$ cm, so wird die Evaporation wohl eine Zeitlang ungefähr dem Wert $C \cdot R^2\pi$ entsprechen, um dann weiter zuzunehmen.

Liegt nun anstatt einer offenen Wasserfläche eine solche vor, über die eine Röhre von der Länge L vorragt, so ist offenbar, weil $4R$ auch geschrieben werden kann:

$$\frac{R^2\pi}{\frac{R\pi}{4}},$$

$C \cdot 4R$ zu ersetzen durch $\dfrac{C \cdot R^2\pi}{L + \frac{R\pi}{4}}$,

$C \cdot 4R\pi$ durch $\dfrac{C \cdot R^2\pi}{L + \frac{R}{4}}$,

$C \cdot R^2\pi$ durch $\dfrac{C \cdot R^2\pi}{L + 1}$.

Zur Prüfung wurden zunächst zwei Glaszylinder von etwa 2,5 cm Radius verschieden hoch mit Wasser gefüllt. Der Unterschied in den Gewichtsverlusten fiel aber viel geringer aus, als nach dem Ausdruck

$$C \cdot \frac{R^2\pi}{L + \frac{R}{4}}$$

zu erwarten war. Bei so bedeutender Weite der Röhre machen sich jedenfalls Luftbewegungen auch innerhalb der Röhre geltend und vermindern den Widerstand der Röhre.

Um diese Schwierigkeit zu beseitigen, wurde eine der Röhren durch ein multiperforate septum verschlossen und dabei nach der von

Brown und Escombe angegebenen Methode verfahren. Ein Stück Kodakfilm wurde über einem in Millimeter quadrierten Papier mit einer abgebrochenen Nadel in regelmäßigen Abständen durchlöchert und mit zähem Canadabalsam auf das mit destilliertem Wasser beschickte Zylinderglas geklebt. Die Dicke des Films und der Durchmesser der Löcher wurden mikrometrisch bestimmt.

Innerer Radius des Zylinders $R = 2,325$ cm. Entfernung zwischen Wasseroberfläche und Zylinderrand $L = 2$ cm. Radius einer Durchbohrung $r = 0,030$ cm. Zahl der Löcher $n = 66$. Entfernung der Löcher voneinander 0,5 cm. Dicke des Diaphragmas $d = 0,0075$ cm.

Die Diffusion pro Minute ist zu berechnen nach der Formel

$$\frac{R^2 \pi \cdot k \cdot \varrho \cdot 60}{L + \frac{R}{4} + \frac{R^2}{n \cdot r^2}\left(d + \frac{r\pi}{2}\right)}.$$

Versuch a. $t = 18^0$. $F = 61\,\%$. Dauer 2 Stunden.
Verlust in 1′
beobachtet: 0,0003 g; 0,0003 g;
berechnet: 0,000246 g.

Versuch b. $t = 17^0$. $F = 61{,}5\,\%$. Dauer 14 Stunden.
Verlust in 1′
beobachtet: 0,000257 g;
berechnet: 0,000227 g.

Die Übereinstimmung erscheint für unsere Zwecke genügend.

Als praktische Regel ergibt sich aus dem flüchtigen Versuch: Unter solchen äußeren Bedingungen, unter denen wir die Transpiration der Pflanzen im Laboratorium zu messen pflegen, ist der Widerstand der „Kuppe“ über dem Blatt gleich dem einer Röhre von der Länge $\frac{R}{4}$ cm, wenn $R < 4$ cm, und von der Länge 1 cm, wenn $R > 4$ cm. Für bedeutend größere Blätter, die auch kaum einmal im Experiment verwendet werden, fehlen die Daten noch.

6. Experimente über die Transpirationsgröße von Laubblättern.

Der Gewichtsverlust, der wohl mit Wasserabgabe gleich gesetzt werden darf, wurde mit einer Präzisionswage bestimmt. Warum die viel bequemere Potometermethode für genaue Transpirationsmessungen nicht brauchbar ist, ist schon des öfteren erörtert worden. Zur Verwendung kamen abgeschnittene Blätter und beblätterte Stengel, die aus Erlenmeyerkolben destilliertes Wasser saugten; der Hals des Kolbens oder ein die Halsöffnung verengernder durchbohrter Kork wurde mit Watte sorgfältig verschlossen. Die Wägung erfolgte regelmäßig in der

Weise, daß auf der Seite der Pflanze ein Übergewicht gegeben und dann die Zeit bestimmt wurde, die bis zur Wiedererreichung des Gleichgewichts verstrich.

„Wind“ wurde in primitiver Weise durch kräftiges Fächeln mit einem Stück Pappe hergestellt. Zuerst wurde dabei das Kölbchen mit der Pflanze in der einen Hand so festgehalten, daß der Stiel sich im Wattebausch nicht bewegen konnte. Später wurden die Objekte mit Watte oder mit Gummi fest in die enge Durchbohrung eines Korkes eingedichtet, der eine zweite sehr feine, oben mit Watte verstopfte Durchbohrung besaß, und das Kölbchen an der Wage festgebunden, so daß mit einem großen Stück Pappe an langem Stiel sehr kräftiger Wind erzeugt werden konnte, ohne daß der Verschluß sich lockerte. Ein nennenswerter Austritt von Wasserdampf aus dem Kölbchen fand hierbei sicher nicht statt; denn bei sehr geringer Größe der Transpiration war auch die Steigerung, die der Gewichtsverlust durch den Wind erfuhr, absolut genommen sehr gering.

Weil nach der Anwendung von Wind immer einige Zeit verstreicht, bis das Gewicht des Objekts wieder festgestellt ist, wurde der Gewichtsverlust in dieser Zeit aus den Gewichtsverlusten vor und nach der Windbehandlung interpoliert und bei der Berechnung des Windverlustes berücksichtigt.

Weit anschaulicher als durch diese mittelbare Methode der Bestimmung wäre natürlich die Ablesung an einem Potometer, wo bei genügender Enge der Kapillare jedes Milligramm Wasser, das aufgesogen wird, unmittelbar zur Beobachtung kommt. Ein Blatt von Helleborus niger saugte auf dem Potometer in Ruhe 14 mm der Kapillare pro Minute, bei Wind 17 mm, während die Wage eine Steigerung der Transpiration auf mehr als das Doppelte angab. Auch durch die Näherung einer Flamme wurde die Saugung kaum beschleunigt. Bei einem beblätterten Stengel von Hydrangea stieg im Wind die Transpiration ebenfalls von 1 auf 2, die Saugung von 21 auf 24 oder von 1 auf 1,13. Die Saugung folgt also der Transpiration nicht rasch genug, und das Potometer erweist sich als für diese Zwecke durchaus ungeeignet.

Die Versuche wurden entweder in dem schon erwähnten Dunkelzimmer angestellt, oder im diffusen Licht des Arbeitszimmers, oder im direkten Sonnenlicht, das nur durch die Fensterscheibe gegangen war. In keinem Fall sind die Verhältnisse der Energiezufuhr und damit des Dampfdrucks im Blattinnern leicht zu übersehen[1]). Für die Messung

1) Vgl. z. B. Brown und Escombe, 1905, pag. 69, und Blackman und Matthaei, 1905, pag. 406.

der Blattemperatur fehlten die Mittel, und wenn die Temperatur des Blattes immer gleich der der Luft angenommen wurde, dann ist sie sicher für direkte Insolation zu niedrig und für den Aufenthalt im Dunkeln zu hoch angesetzt.

Vor der Wägung, bei längerer Dauer des Versuchs auch am Ende, wurden von den Blättern mit dem Rasiermesser kleine Epidermisstücke abgenommen und nach dem Vorschlag von Lloyd rasch in absolutem Alkohol fixiert. Die Lloyd'sche Methode hat sich bei meinen Untersuchungen als sehr bequem und sehr brauchbar, aber auch als recht gefährlich und einer sorgfältigen Kritik bedürftig erwiesen.

Lloyd selber schlägt vor, die Epidermis wenn möglich abzuziehen; wenn größere Mesophyllteile anhaften, besteht natürlich die Gefahr, daß der Alkohol verdünnt wird und die Schließzellen nicht rasch genug ihre Elastizität verlieren. Tatsächlich fällt sehr häufig auf, daß die Spalten dort, wo die Epidermis vollkommen isoliert vorliegt, weiter geöffnet sind als wo unter ihnen noch Mesophyll anhängt. Das hat auch Lloyd bemerkt und in der angedeuteten Weise erklärt. Aber dieselbe Beobachtung kann man an solchen Epidermisstücken machen, die frisch in Wasser anstatt in absoluten Alkohol gelegt werden.

Am ehesten darf man die Spaltöffnungen noch im natürlichen Zustand zu finden erwarten, wenn man recht dicke Schnitte in Wasser rasch untersucht. Dabei findet man die Spalten bei vielen Pfanzen nie so weit offen, als sie an abgezogenen Epidermisstücken sich darstellen. Das erklärt sich wohl damit, daß beim Abtrennen der Oberhaut vom Mesophyll die Epidermiszellen teilweise, vielleicht größtenteils an der Innenwand Verletzungen erleiden, ihren Turgor einbüßen und damit den, wie leicht einzusehen, nie verletzten Schließzellen Gelegenheit geben, sich auszudehnen. Wie ich nachträglich fand, hat Leitgeb (1886) ähnliches beobachtet und auch die entsprechende Deutung gegeben.

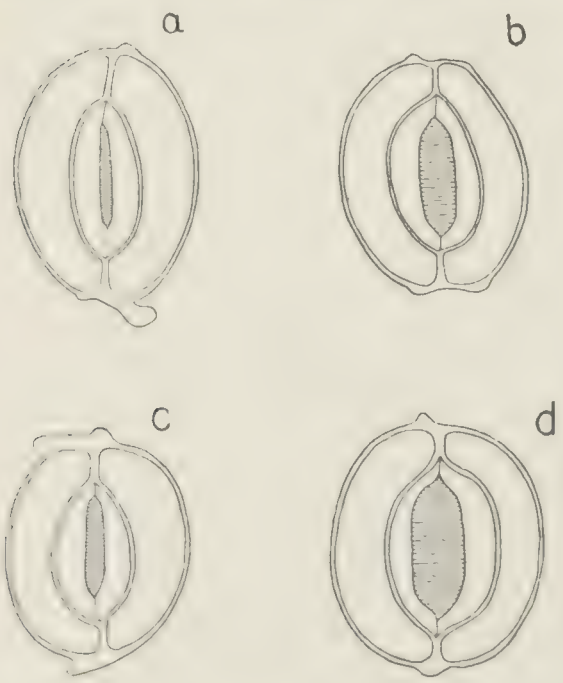


Fig. 14. Spaltöffnungen von Paeonia officinalis.

In Fig. 14 sind in Alkohol fixierte Spaltöffnungen von Paeonia wiedergegeben. Schraffiert ist die Spalte auf der mittleren Höhe der Schließzellen, nach außen erweitert sich die Spalte noch beträchtlich bis zu den in der Figur doppelt konturierten Vorhofleisten. Die Spaltöffnungen *c* und *d* gehörten einem

am Morgen abgenommenen Epidermisstück an, *a* und *b* einem anderen, das Abends abgenommen wurde; *a* und *c* sind die weitesten Spalten von solchen Epidermisteilen, unter denen noch Reste von Mesophyllzellen lagen, *b* und *d* die weitesten Spalten von ganz isolierten, abgezogenen Epidermisstücken. Auf dickeren Flächenschnitten, die in Wasser untersucht wurden, zeigten sich nur die Zustände *a* und *c*, nie *b* bzw. *d*. Dieses weite Klaffen der Spalten kommt also nur beim Abziehen der Epidermis zustande.

Die bei manchen Objekten sehr bequeme Methode des Abziehens der Epidermis darf also nur dann angewandt werden, wenn sich in der Spaltweite kein Unterschied ergibt zwischen abgezogenen Stücken und derberen, in Wasser liegenden Schnitten. Solche Objekte sind aber nach meinen Erfahrungen selten, und man wird deshalb im allgemeinen gut tun, sich an dünne Flächenschnitte zu halten. Absoluter Alkohol fixiert die isolierte Epidermis, wie Lloyd angibt, ausgezeichnet. Aber ich kann versichern, daß die Fixierung der Schließzellen ebenso zuverlässig eintritt, wenn noch Mesophyllzellen oder Teile von solchen anhängen. Von den in Alkohol gelegten Schnitten sind also für die Ermittelung der Spaltweite am besten die Partien zu verwenden, wo die Epidermis nicht ganz isoliert ist, aber doch nur eine dünne Lamelle des Mesophylls darunter liegt.

Anstatt die Schnitte in alkoholischer Eosinlösung zu färben und in Canadabalsam einzubetten, wie Lloyd tut, habe ich vorgezogen, die ungefärbten Schnitte in kleinen Gläschen mit Alkohol aufzuwahren und jeweils für die Untersuchung auf den Objektträger zu bringen.

Die Spalten wurden mit dem Objektiv 8 und dem Okularmikrometer von Leitz gemessen. Weil die Öffnungsweite, wie alle Autoren hervorheben, auf demselben Stückchen Epidermis außerordentlich variiert, wurden meistens zahlreiche Spalten gemessen und der Durchschnitt genommen. Unter Öffnungsweite ist der Porusquerschnitt auf der mittleren Höhe der Schließzellen, also die Fläche der Zentralspalte, verstanden. Für die Berechnung wurde diese Querschnittsfläche als elliptisch angenommen. Wenn l und b die lange und die kurze Achse der Ellipse sind, ist die Fläche $\frac{l \cdot b \cdot \pi}{4}$.

Als Länge des Porus ist die Entfernung zwischen Vorhof- und Hinterhofleiste zu verstehen, wie sie auf medianen Querschnitten sich messen läßt.

Die Blattfläche wurde durch Wägen von Papier bestimmt.

Um die mittlere Zahl der Spaltöffnungen auf der Flächeneinheit des Blattes zu bestimmen, wurde die Fläche des Gesichtsfeldes zweier Objektive ermittelt und die in ein Gesichtsfeld fallenden Stomata an verschiedenen Stellen gezählt.

Der in Gramm ausgedrückte stomatare Wasserverlust eines gegebenen Blattes von mäßiger Größe ist entsprechend der Formel auf pag. 484 für 1 Minute und ruhige Luft zu berechnen als

$$\frac{R^2\pi \cdot k \cdot \varrho \cdot 60}{\frac{R}{4} + \frac{R^2\pi}{N \cdot r^2\pi}\left(l + \frac{r\pi}{2}\right)} \text{ oder } \frac{R^2\pi \cdot k \cdot \varrho \cdot 60}{\frac{R}{4} + l + \frac{r\pi}{2}} \cdot \frac{}{n \cdot r^2\pi}$$

In bewegter Luft kann die Transpiration steigen bis zu

$$\frac{N \cdot r^2\pi \cdot k \cdot \varrho}{l + \frac{r\pi}{4}}.$$

Dabei bedeutet:

$R^2\pi$ die gesamte Spaltöffnungen führende Oberfläche des Blattes in Quadratzentimetern. Bei amphistomatischen Blättern ist die Blattfläche doppelt zu nehmen, spaltöffnungsfreie Teile, wie Nerven, sind abzuziehen.

N ist die Gesamtzahl der Spaltöffnungen auf dem Blatt.

n ist die Zahl der Spaltöffnungen auf 1 qcm; also $n \cdot R^2\pi = N$.

r ist der Radius der als kreisförmig betrachteten Querschnittsfläche des Spaltes in Zentimetern.

l ist die Länge des Porus in Zentimetern.

Die Bedeutung von k und ϱ ist auf pag. 486 auseinandergesetzt.

Als Barometerstand ist, wie bei den Versuchen mit freien Wasserflächen, immer der von 720 mm angenommen.

Zu der nach den angegebenen Formeln zu berechnenden stomataren Transpiration kommt noch die cuticulare Komponente. Bei Blättern, die nur einerseits Spaltöffnungen tragen, läßt sich die cuticulare Wasserabgabe der von Spalten freien Seite leicht bestimmen, indem man die andere Seite mit Kakaobutter bestreicht. Die gesamte cuticulare Transpiration wurde nicht doppelt, sondern 1 $^1/_2$mal so groß angenommen als die der einen Seite, weil die Cuticula in der Nähe der Spaltöffnungen von einer sehr feuchten Atmosphäre überlagert wird. Für mehrere Fälle, besonders für amphistomatische Blätter, wurde die epidermoidale Kom-

ponente nach den an anderen Objekten gewonnenen Erfahrungen geschätzt und in den Berechnungen interpoliert.

Zunächst ist es wichtig, zu wissen, ob auch bei Blättern die Transpiration nicht der Fläche genau proportional, sondern bei kleinen Blattflächen verhältnismäßig größer ist. Übereinstimmende Resultate sind bei der unkontrollierbaren Ungleichförmigkeit der verglichenen Stücke nicht zu erwarten.

I. Aus zwei großen Blättern von Musa ensete wurden ungefähr quadratische Stücke herausgeschnitten und ohne Wasser mit Draht auf die Wage gehängt, nachdem die Schnittflächen mit Kakaobutter verschlossen waren. Die Stücke transpirierten im Versuch höchstens 25 Minuten lang, so daß kein Vertrocknen eintreten konnte.

Stück A: 344 qcm. B und C Teile davon, B: 26,7 qcm, C: 92 qcm.
„ D: 141 qcm. E ein Teil davon, 44 qcm groß.
„ F: 179 qcm. G ein Teil davon, 65 qcm groß.
„ H: 117 qcm. J aus der Nähe von H, 17 qcm groß.
„ K: 170 qcm. L aus der Nähe von K, 17 qcm groß.

	$\frac{A}{B}$	$\frac{A}{C}$	$\frac{C}{B}$	$\frac{D}{E}$	$\frac{F}{G}$	$\frac{H}{J}$	$\frac{K}{L}$
Verhältnis der Flächen . . .	12,9	3,74	3,45	3,2	2,7	6,8	10
Verhältnis der Transpiration .	8	3,75	2,1	2,4	2,63	4,3	6

II. Ein großes Blatt von Verbascum nigrum wurde unter Beibehaltung der ganzen Breite quadratisch zugeschnitten, so daß ein Stück Mittelrippe als Stiel fungierte, und in ein Kölbchen mit Wasser eingedichtet. Dann wurde aus dem ersten ein viel kleineres Quadrat herausgeschnitten, das auf dem Stiel blieb und ein kurzes Stück Mittelnerv einschloß. Die Wunden wurden mit Kakaobutter verschlossen.

Die Fläche (ohne Mittelnerv) war bei dem ganzen Stück 141 qcm, bei dem Teilstück 29 qcm.

Verhältnis der Flächen: 4,8 : 1,
Verhältnis der Transpiration: 4 : 1.

Die Transpiration scheint demnach tatsächlich nicht genau der Fläche zu folgen, sondern mit zunehmender Größe der Blattfläche verhältnismäßig kleiner zu werden. Für Blätter, die im Verhältnis zur Breite sehr lang sind, ist allerdings anzunehmen, daß hier die Transpiration größer ist als bei rundlichen Blättern von gleichem Flächenausmaß. In den folgenden Berechnungen soll aber bei Radien, die

größer sind als 4 cm, die wirksame Höhe der Kuppe nicht größer als 1 cm eingeführt werden, um den Widerstand ja nicht zu hoch anzusetzen.

1. Nuphar luteum. 4. Sept. 1909. Ein Luftblatt (nicht Schwimmblatt) im Garten unter Wasser abgeschnitten. Blattfläche ohne Nerven 343 qcm. Spaltöffnungen nur oberseits, pro Quadratzentimeter 41000. Mittlere Spaltweite 9,5 : 3 μ. Länge des Porus 15,4 μ. t = 18°. F = 60%. Helles diffuses Licht.

Das Blatt verliert von 9^h 45′—9^h 57′ pro Minute 0,0375 g.

Jetzt wird die Oberseite sorgfältig mit Kakaobutter bestrichen. Transpiration pro Minute:

10^h 9′—11^h 21′ Ruhe: 0,0062 g,
11^h 22′—11^h 24′ Wind: 0,012 g.

Nachmittags (sogar am folgenden Tag) ist das Blatt noch ganz frisch.

2^h 52′—3^h 2′ Ruhe: 0,006 g.
3^h 4′—3^h 6′ Wind: 0,01 g.

Berechnung: Stomatare Tr.: 0,0287 g,
Cuticulare „ 0,009 g,
Gesamte „ 0,0377 g.

2. 4. Sept. 1909. Ein kleineres Blatt ebenso behandelt wie das erste, doch nicht mit Kakaobutter bestrichen. Fläche ohne Nerven 242 qcm. Sonst alles wie vorher.

Das Blatt verliert im hellen, diffusen Licht pro Minute:

11^h 49′—12^h 2′ Ruhe: 0,025 g,
12^h 3′—12^h 5′ Wind: 0,11 g,
12^h 5′—12^h 16′ Ruhe: 0,023 g,
12^h 17′—12^h 19′ Wind: 0,11 g.

Berechnung:

a) Für Ruhe. Cuticulare Tr.: 0,0063 g (interpoliert nach 1),
Stomatare „ 0,0203 g,
Gesamte „ 0,0266 g.

b) Für Wind. Cuticulare Tr.: 0,013 g (interpoliert),
Stomatare „ 0,128 g,
Gesamte „ 0,141 g.

3. Nuphar luteum. 17. Sept. 1909. Ein Luftblatt, dessen Fläche ohne Nerven 246 qcm. Spaltöffnungen nur oberseits, 43000 auf 1 qcm. Mittlere Spaltweite 9 : 4 μ. Länge des Porus 11 μ. t = 18,8°. F = 66%. Diffuses Licht.

Verlust pro Minute:

11^h 23′—11^h 35′ Ruhe: 0,0167 g;
11^h 36′—38′ Wind: 0,083 g;
11^h 38′—46′ Ruhe: 0,0174 g;
11^h 47′—49′ Wind: 0,081 g;
11^h 49′—53′ Ruhe: 0,0167 g.

Dann, nachdem die Oberseite mit Kakaobutter bestrichen ist:

12^h 19′—12^h 25′ Ruhe: 0,0033 g;
12^h 26′—29′ Wind: 0,007 g;
12^h 29′ – 37′ Ruhe: 0,0033 g.

Berechnung:

a) Für Ruhe. Cuticulare Tr.: 0,005 g;
stomatare „ 0,020 g;
gesamte „ 0,025 g.
b) Für Wind. Cuticulare Tr.: 0,011 g;
stomatare „ 0,21 g;
gesamte „ 0,221 g.

4. Hydrangea hortensis. 6. Sept. 1909. Stengel mit 3 Blattpaaren. Blattfläche ohne Nerven 300 qcm. Spaltöffnungen nur unten, 16500 auf 1 qcm. Mittlere Spaltweite 10:3 μ. Länge des Porus 13 μ. $t = 16{,}5°$. $F = 62{,}5\,\%$. Diffuses Licht.

Verlust pro Minute:

4^h 42′—51′ Ruhe: 0,012 g;
4^h 51′—53′ Wind: 0,021 g;
4^h 54′—59′ Ruhe: 0,011 g.

Dann, nachdem die Unterseite der Blätter mit Kakaobutter bestrichen ist:

5^h 17′—37′ Ruhe: 0,0016 g;
5^h 37′—39′ Wind: 0,0028 g.

Berechnung:

a) Für Ruhe. Cuticulare Tr.: 0,0024 g;
stomatare „ 0,017 g;
gesamte „ 0,0194 g.
b) Für Wind. Cuticulare Tr.: 0,0042 g;
stomatare „ 0,063 g;
gesamte „ 0,0672 g.

5. Aconitum lycoctonum. 27. Juli 1909. Ein beblätterter Stengel im sonnigen Garten geholt, bald ins Dunkelzimmer. Blattfläche 450 qcm; Fläche der Nerven mit Sorgfalt bestimmt, zu $^1/_7$ der gesamten Blatt-

fläche gefunden, also Blattfläche ohne Nerven 386 qcm. Spaltöffnungen nur unten, pro Quadratzentimeter (die Nerven abgerechnet) 8240. Mittlere Spaltweite 12,9 : 6,3 μ. Länge des Porus 13 μ. t = 21,5°. F = 63 %.

Der frische Stengel verliert von 8^h 50′—9^h 8′ pro Minute in Gramm:
0,05; 0,05; 0,044; 0,05; 0,036; 0,044; 0,044; 0,04.

Berechnung. Cuticulare Tr.: 0,012 g (interpoliert);
stomatare „ 0,033 g;
gesamte „ 0,045 g.

6. Archangelica officinalis. 5. Juli 1909. Der Mittelteil und ein Seitenteil eines großen, reich zusammengesetzten Blattes in Wasser stehend unter einer Glasglocke so aufgestellt, daß am 6. Juli morgens die Sonne darauf fällt, um Spaltenöffnung zu erzielen. Um 8^h der Mittelteil sorgfältig von dem niedergeschlagenen Wasser befreit und nach der Abnahme von Schnitten im Kölbchen auf der Wage ins Dunkelzimmer. Um 9^h der Seitenteil ebenso behandelt.

Die Nerven wurden in ihrer Gesamtheit auf ein Fünftel der Blattfläche geschätzt. Dann hatten die Spaltöffnungen führenden Teile (der Unterseite, die Oberseite ist ohne Stomata) zusammen bei dem Mittelteil etwa 632 qcm Fläche, bei dem Seitenteil etwa 355 qcm. Spaltöffnungen pro Quadratzentimeter (die Nerven abgerechnet) 45000. Mittlere Spaltweite 12 : 3,4 μ. Länge des Porus 11 μ.

t = 17°. F = 64 %. Dunkel.

Das größere Stück verliert von 8^h 19′—8^h 30′ pro Minute:
0,057; 0,057; 0,055; 0,05; 0,05; 0,05 g.

Berechnung. Kutikulare Tr.: 0,014 g (interpoliert);
stomatare: „ 0,049 g;
gesamte: „ 0,063 g.

7. Archangelica. Das kleinere Stück verliert pro Minute:
9^h 10′—16′ Ruhe: 0,033 g; 0,03 g;
9^h 16′—19′ Wind: 0,12 g;
9^h 19′—24′ Ruhe: 0,033 g; 0,03 g.

Berechnung:

a) Für Ruhe. Cuticulare Tr.: 0,008 g (interpoliert);
stomatare: „ 0,0274 g;
gesamte: „ 0,0354 g.

b) Für Wind. Cuticulare: „ 0,016 g;
stomatare: „ 0,328 g;
gesamte: „ 0,344 g.

8. Gentiana lutea. 9. Juni 1909. Ein Blatt im sonnigen Garten geholt, der hellen Sonne ausgesetzt. Blattfläche ohne Nerven 119 qcm. Spaltöffnungen pro Quadratzentimeter unten 12 360, oben 6180. Mittlere Spaltweite oben wie unten 12 : 3,8 μ. Länge des Porus 17,6 μ.

$t = 25^0$. $F = 52\,^0/_0$.

Das Blatt verliert von $7^h\,56' - 8^h$ pro Minute:

0,043 g; 0,043 g; 0,043 g.

Berechnung.	Cuticulare Tr.:	0,011	g (interpoliert);
	stomatare der Unterseite:	0,0151	g;
	stomatare der Oberseite:	0,0113	g;
	gesamte:	0,0374	g.

9. Gentiana lutea. 18. Juni 1909. Ein Blatt aus dem sonnigen Garten geholt, der hellen Sonne ausgesetzt. Blattfläche ohne Nerven 186 qcm. Spaltöffnungen pro Quadratzentimeter unterseits 7200, oberseits 3090 (nur die funktionstüchtigen gezählt, zahlreiche abgestorben). Mittlere Spaltweite oben wie unten 14,5 : 5,6 μ. Länge des Porus 17,6 μ.

$t = 22^0$. $F = 55\,^0/_0$.

Das Blatt verliert von $8^h\,41' - 8^h\,46^1/_2'$ pro Minute:

0,06 g.

Berechnung.	Cuticulare Tr.:	0,010	g (interpoliert);
	stomatare der Unterseite:	0,0180	g;
	stomatare der Oberseite:	0,0123	g;
	gesamte:	0,0303	g.

10. Gentiana lutea. 29. Juni 1909. Ein Blatt aus dem sonnigen Garten. Fläche ohne Nerven 192 qcm. Spaltöffnungen pro Quadratzentimeter oberseits 4120, unterseits 8240. Mittlere Spaltweite oberseits 13 : 2 μ, unten 16,5 : 4,4 μ. Länge des Porus 18,7 μ.

$t = 19^0$. $F = 60\,^0/_0$. Diffuses Licht.

Das Blatt verliert pro Minute:

$9^h\ 7'$ a. m. — $5^h\ 6'$ p. m. Ruhe: 0,018 g, 0,018 g, 0,017 g.

$5^h\ 6' - 5^h\ 10'$ Wind: 0,044 g.

Berechnung:

a) Für Ruhe.	Cuticulare Tr.:	0,006	g (interpol.);
	stomatare der Unterseite:	0,0134	g;
	stomatare der Oberseite:	0,0056	g;
	gesamte:	0,025	g.
b) Für Wind.	Cuticulare Tr.:	0,012	g (interpol.);
	stomatare der Unterseite:	0,0441	g;
	stomatare der Oberseite:	0,0084	g;
	gesamte:	0,0645	g.

11. Gentiana lutea. 8. Juli 1909. Ein Blatt bei kühlem, windigem Wetter im Garten geholt. Fläche ohne Nerven 154 qcm. Spaltöffnungen oberseits ganz geschlossen. Unterseits mittlere Spaltweite 14,3 : 3,3 μ. Länge des Porus 18,7 μ. Auf 1 qcm 7200 Spalten. $t = 19°$. $F = 59\,\%$. Diffuses Licht.

Das Blatt verliert pro Minute:

$11^h\ 40'$—$11^h\ 51'$ Ruhe: 0, 0143 g; 0,0143 g;
$11^h\ 51'$—$53'$ Wind: 0,04 g;
$11^h\ 53'$—$12^h\ 2'$ Ruhe: 0,0143 g; 0,0166 g;
$12^h\ 2'$—$12^h\ 4'$ Wind: 0,045 g;
$12^h\ 4'$—$2^h\ 50'$ Ruhe: 0,0166 g; 0,016 g; 0,014 g;
$2^h\ 50'$—$2^h\ 52'$ Wind: 0,046 g.

Berechnung.

a) Für Ruhe. Cuticulare Tr.: 0,005 g (interpol.);
stomatare „ 0,0082 g;
gesamte „ 0,0132 g.
b) Für Wind. Cuticulare „ 0,010 g;
stomatare „ 0,022 g;
gesamte „ 0,032 g;

12. Rhododendron hybridum hort. 7. Sept. 1909. Ein kleiner Zweig mit 8 Blättern im sonnigen Garten geholt, zuerst unter einer feucht gehaltenen Glocke der hellen Sonne ausgesetzt, dann im Kölbchen und im hellen diffusen Licht auf die Wage. Blattfläche ohne Nerven 125 qcm. Spaltöffnungen nur unten, pro Quadratzentimeter 20600, sehr klein. Mittlere Spaltweite 5,5 : 1 μ. Länge des Porus 13 μ. $t = 17{,}5°$. $F = 64\,\%$.

Der Zweig verliert von $11^h\ 19'$—$11^h\ 34'$: 0,02 g, also pro Minute 0,0013 g.

Berechnete stomatare Transpiration:

0,00176 g.

Die cuticulare Komponente ist bei der Dicke der Cuticula wohl zu vernachlässigen.

Die Steigerung des Gewichtsverlustes durch Wind war fast unmerklich, ebenso bei einem zweiten größeren Zweig. Das ist bei dem bedeutenden Widerstand, den die Epidermis mit ihren winzigen Poren bietet, verständlich und bestätigt, daß die cuticulare Transpiration außerordentlich schwach ist.

13. Callisia repens (Commelinacee). 14. Sept. 1909. Ein Stengel mit 7 Blättern. Gesamte Blattfläche 100 qcm, also der Radius eines

Blattes etwa 2 cm, und $\frac{R}{4} = 0{,}5$ cm. Spaltöffnungen nur unten, 1590 auf 1 qcm. Mittlere Spaltweite 27,5 : 9 μ. Länge des Porus 16,5 μ. $t = 20^0$. $F = 61\,\%$. Helles diffuses Licht.

Der Stengel verliert von $9^h\ 4'$—$9^h\ 10'$ pro Minute 0,008 g.

Dann, nachdem die Blätter unterseits mit Kakaobutter bestrichen sind, von $9^h\ 21'$—$9^h\ 44'$ pro Minute 0,0014 gr.

Berechnung. Cuticulare Tr.: 0,0021 g;
stomatare „ 0,0079 g;
gesamte „ 0,0100 g.

14. Callisia repens. 3. Juni 1909. Ein Stengel mit 8 Blättern aus dem sonnigen Gewächshaus geholt, im Kölbchen auf der Wage der hellen Sonne ausgesetzt. Gesamte Blattfläche 90 qcm, Fläche eines Blattes durchschnittlich etwa 11 qcm, also $\frac{R}{4}$ ungefähr 0,5 cm. Spaltöffnungen nur unten, 1378 auf 1 qcm. Mittlere Spaltweite 27,5 μ : 8,8 μ. Länge des Porus 16,5 μ. $t = 25^0$. $F = 52\,\%$.

Die Pflanze verliert von $8^h\ 3'$—$8^h\ 25'$ pro Minute:

0,01 g, 0,0074 g.

Berechnung. Cuticulare Tr.: 0,0025 g (interpol.);
stomatare „ 0,0108 g;
gesamte „ 0,0133 g.

15. Callisia repens. 15. Juli 1909. Zwei Stengel mit 15 Blättern morgens im Dunkelzimmer. Blattfläche im ganzen 180 qcm, also $\frac{R}{4}$ = 0,5 cm. Spaltöffnungen nur unten, pro Quadratzentimeter 1480. Mittlere Spaltweite 26,4 : 6,6 μ. Länge des Porus 17,6 μ. $t = 17^0$. $F = 67\,\%$.

Die Stengel verlieren von $9^h\ 43'$—$10^h\ 11'$ pro Minute:

0,0074 g, 0,0072 g.

Berechnung. Cuticulare Tr.: 0,003 g (interpol.);
stomatare „ 0,0072 g;
gesamte „ 0,0102 g.

16. Callisia repens. 15. Juli 1909. Zwei Stengel mit 17 Blättern am Abend im Dunkelzimmer. Gesamte Blattfläche 209 qcm, also $\frac{R}{4}$ etwa gleich 0,5 cm. Spaltöffnungen nur unten, 1480 auf 1 qcm. Mittlere Spaltweite 22 : 2,2 μ. Länge des Porus 17,6 μ. $t = 17^0$. $F = 71{,}5\,\%$.

Die Stengel verlieren von $7^h\ 52'$—$8^h\ 2'$ abends pro Minute:

0,0054 g.

Berechnung. Cuticulare Tr.: 0,003 g (interpol.);
stomatare „ 0,00288 g;
gesamte „ 0,00588 g.

17. Tradescantia viridis. 2. Juni 1909. Ein bewurzelter Stengel mit 13 Blättern im Kölbchen dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt. Gesamte Blattfläche 64 qcm; Fläche eines Blattes durchschnittlich etwa 5 qcm, also $\frac{R}{4} = 0{,}32$ cm. Spaltöffnungen nur unten, 2120 auf 1 qcm. Mittlere Spaltweite 27,5 : 6,6 μ. Länge des Porus 19,8 μ. $t = 22^0$. $F = 56\,\%$.

Die Pflanze verliert von $9^h\ 23'$—$9^h\ 36'$ pro Minute:
0,01 g, 0,009 g, 0,008 g.

Berechnung. Cuticulare Tr.: 0,002 g (interpol.);
stomatare „ 0,00707 g;
gesamte „ 0,00907 g.

Tabelle 11.

Nr. des Versuchs	Name der Pflanze	Beleuchtung	Transpiration pro Minute in Ruhe		Transpiration pro Minute im Wind	
			beobachtet	berechnet	beobachtet	berechnet
1	Nuphar	Diffuses Licht	0,0375	0,0377	—	—
2	„	„	0,025	0,0266	0,11	0,141
3	„	„	0,0167	0,025	0,083	0,221
4	Hydrangea	„	0,012	0,019	0,021	0,0672
5	Aconitum	Dunkel	0,05	0,045	—	—
6	Archangelica	„	0,057	0,063	—	—
7	„	„	0,033	0,035	0,12	0,344
8	Gentiana	Direkte Sonne	0,043	0,037	—	—
9	„	„	0,06	0,04	—	—
10	„	Diffuses Licht	0,018	0,025	0,044	0,065
11	„	„	0,0143	0,0132	0,045	0,032
12	Rhododendron	„	0,0013	0,0018	—	—
13	Callisia	„	0,008	0,010	—	—
14	„	Direkte Sonne	0,010	0,013	—	—
15	„	Dunkel	0,0074	0,010	—	—
16	„	„	0,0054	0,0059	—	—
17	Tradescantia	Direkte Sonne	0,010	0,009	—	—

Diskussion der Resultate.

Die Ergebnisse der 17 Versuche sind in der Tabelle 11 übersichtlich zusammengestellt. Die Übereinstimmung zwischen beobachteten

und berechneten Werten ist für ruhige Luft überraschend, wenn man die außerordentliche Unsicherheit sämtlicher Messungen an der Pflanze in Rücksicht zieht. Daß im Dunkeln die berechnete Größe nicht erreicht werden kann, ist verständlich, weil die Pflanze hier wohl etwas kälter ist als die Umgebung. Im direkten Sonnenlicht steigt dagegen die Temperatur des Blattes über die der Luft, die berechneten Werte müssen also zu niedrig ausfallen, was die Tabelle im allgemeinen auch zeigt; nur Versuch 14 macht eine Ausnahme. Im diffusen Licht müßten Beobachtung und Berechnung am ehesten zusammenfallen. Im allgemeinen sind aber die berechneten Werte größer als die im Experiment gefundenen, doch höchstens um 50 %.

Bei der Berechnung ist zudem immer angenommen, daß die Kuppen über den einzelnen Spaltöffnungen nicht miteinander interferieren. Das ist nach Brown und Escombe (1900, pag. 267) der Fall, wenn die Entfernung der Poren voneinander mindestens das Zehnfache des Durchmessers beträgt. Diese Bedingung ist aber bei den verwendeten Objekten fast nirgends erfüllt. Die Spaltöffnungen stehen meistens enger. Der berechnete Wert muß also aus diesem Grunde zu hoch ausfallen.

Dem steht gegenüber, daß als einheitlicher Porusquerschnitt die Weite der Zentralspalte angenommen ist. Tatsächlich erweitert sich der Porus von der Zentralspalte nach außen wie nach innen, sein Widerstand ist also geringer, als die Berechnung annimmt.

Genau bestimmen lassen sich die widerstreitenden Wirkungen der beiden Fehlerquellen zunächst nicht, und so müssen wir uns mit der erreichten Annäherung zufrieden geben.

Von den Maßen abgesehen, sind sämtliche Festsetzungen der Berechnungen durch Experimente gesichert, bis auf die Annahme, daß der Raum knapp unter den Spaltöffnungen dampfgesättigt ist. Und zur Prüfung dieser Frage sind die Versuche mit Blättern in erster Linie angestellt. Die nahe Übereinstimmung zwischen den beobachteten Werten und den Berechnungen aus Formeln, in denen Dampfsättigung der Atemhöhle angenommen ist, macht es nun wahrscheinlich, daß bei den verwendeten Objekten innerhalb der Grenzen der Versuchsbedingungen unter den Spaltöffnungen fortwährend annähernd gesättigter Dampf sich befindet. Die Stomata wären also nahezu auf ihre volle Diffusionskapazität in Anspruch genommen, und das Mesophyll würde sich ähnlich verhalten wie eine zusammenhängende, von einem feinen Sieb, der Epidermis, bedeckte Wasserfläche. Die einzelne Mesophyllzellenmembran wird natürlich nicht imstande sein, ebensoviel Wasser abzugeben wie eine gleich große Wasserfläche. Aber durch die

enorme Entwicklung der inneren Oberfläche des Mesophylls kann diese Differenz wohl zu einem beträchtlichen Teil kompensiert werden.

Das soll nur für ruhige Luft gesagt sein. Im Wind blieb die Transpiration in den Versuchen meistens weit hinter der Berechnung zurück; im äußersten Fall ist 3mal mehr berechnet als gefunden. Wie das zu deuten ist, davon soll unten die Rede sein.

Die von mir gewonnenen Resultate stehen im Widerspruch mit dem Befund von Brown und Escombe (1900, pag. 280). Die englischen Forscher haben nämlich an abgeschnittenen, in Wasser tauchenden Blättern von Helianthus annuus sechsmal weniger Wasserverlust beobachtet als berechnet. Wie die Nachrechnung mir gezeigt hat, ist bei der Kalkulation bewegte Luft angenommen; doch fehlt eine Angabe, ob und in welcher Weise im Experiment die Luft in Bewegung erhalten wurde. Die relative Feuchtigkeit in der umgebenden Atmosphäre ist zu 25% angesetzt, leider wieder ohne den Hinweis auf das Mittel, mit dem diese niedrige Feuchtigkeit hergestellt wurde.

Das Helianthus-Blatt eignet sich für Transpirationsversuche sehr schlecht, weil es sich durch die Schnittfläche ungenügend mit Wasser versorgt und sehr rasch welkt. Es wurde aber trotzdem ein Versuch gemacht, um die Angabe von Brown und Escombe zu kontrollieren. Ein großes Blatt, ohne die Nerven 266 qcm groß, verlor in der hellen Sonne bei 24°, 51% Feuchtigkeit und „Wind“ (mit einem Stück Pappe hergestellt) pro Quadratzentimeter und Stunde 0,0564 g, während Brown und Escombe im höchsten Fall 0,0276 g gefunden haben. Mein Versuch erstreckte sich über wenige Minuten, so daß noch kein Welken eingetreten sein konnte. Die Spaltenzahl auf der Flächeneinheit war um $^1/_3$ größer als bei Brown und Escombe, aber dafür war die Luftfeuchtigkeit doppelt so groß und die Spaltweite viel geringer. Und trotzdem ist die beobachtete Transpiration doppelt so groß als bei Brown. Es darf also wohl angenommen werden, daß entweder der in Brown's Experiment registrierte Wert infolge von Welken und Spaltenschluß zu niedrig ausgefallen ist oder daß die der Berechnung zugrunde gelegten äußeren Bedingungen, hauptsächlich Luftbewegung, im Experiment nicht gegeben waren.

7. Die Beschaffenheit des Mesophylls.

Der Ausfall der Experimente führt zu der Vorstellung, daß die Atemhöhle dauernd mit Dampf gesättigt ist. Auf den ersten Blick scheint damit bei dicken Blättern ein großer Teil des Mesophylls von der Evaporation ausgeschlossen. Die Verdampfung wird allerdings im

Blattinnern geringer ausfallen als in der Nähe der Atemhöhlen, aber sie wird an wenigen Stellen ganz unterdrückt sein. Die Temperatur der Gewebe wird ja von außen nach innen bis zu einer gewissen Tiefe zunehmen, und wenn der Wasserdampf auch in allen Interzellularen gesättigt ist, so wird doch die Dampfdichtigkeit, entsprechend dem Temperaturabfall, von innen nach außen abnehmen, so daß ein Diffusionsstrom sich dauernd in dieser Richtung bewegt.

Je nach der Form der Atemhöhle kann das Maximum der Dampfspannung in geringerer oder größerer Entfernung von der Mündung des Porus liegen. Bei engen, langen Atemhöhlen kann also der innere Widerstand der Spaltöffnung größer als $\frac{r^2}{r \cdot \frac{\pi}{4}}$ werden. Das muß vor allem dann eintreten, wenn die Membranen, die die Atemhöhle begrenzen, selbst nicht transpirieren, wie bei den Restionaceen (vgl. pag. 532).

Teleologisch betrachtet ist eine dauernde Dampfsättigung der Interzellularen sehr zweckmäßig, und zwar in Hinsicht auf das Assimilationsgeschäft. Die Kohlensäure der Luft muß sich ja im Imbibitionswasser der Mesophyllmembranen lösen, um zu den Chloroplasten zu gelangen. Die Lösung und Diffusion der CO_2 wird um so leichter von statten gehen, je stärker die zu durchwandernden Membranen gequollen sind, und der Sättigungszustand der Membranen hängt wieder von der Feuchtigkeit der über ihnen lagernden Luft ab. Eine weitgehende Austrocknung der Interzellularenluft und der Zellwände muß also die Photosynthese erschweren.

Soll die an einigen wenigen Objekten gewonnene Auffassung von dem Verhältnis zwischen Diffusionskapazität und tatsächlicher Diffusionsgröße verallgemeinert werden, so hat das eine wichtige logische Konsequenz. Wir müssen dann nämlich annehmen, daß die Ausbildung des Mesophylls mit der Zahl und Größe der Stomata sich immer in der Weise harmonisch ins Gleichgewicht setzt, daß die Diffusionskapazität der Spalten nicht die Evaporationsfähigkeit des Mesophylls übertrifft. Man war von jeher der Überzeugung, und mit Recht, daß Blätter mit dichtem Mesophyll weniger transpirieren als solche mit lockerem; enge Interzellularkanäle lassen natürlich den Dampf langsamer zu den Atemhöhlen diffundieren als weite. Aber in letzter Linie wäre nach unserer Auffassung die Ausbildung der Spaltöffnungen maßgebend. Tatsächlich findet man, wie bekannt, bei Xerophyten gewöhnlich kleine Spaltöffnungen, die sich zudem nicht weit öffnen.

Auf alle Fälle hat es nicht viel Sinn, allein die Oberfläche der Interzellularen zu messen und die Ausführungsgänge außer Acht zu

lassen, wie Sampson und Allen (1909, pag. 49) tun. Sie fanden, daß die blattlosen Stengel von Scirpus lacuster auf der Flächeneinheit mehr transpirierten als die Blätter von Helianthus annuus, trotzdem Scirpus weniger Spaltöffnungen hat, und führen das auf die riesige Entwicklung der Lufträume bei Scirpus zurück, die 80% des ganzen Volumens ausmachen. Solange aber die Spaltweite nicht bekannt ist, sagt die Spaltenzahl gar nichts. Zudem wird, alle Verhältnisse gleichartig angenommen, der Scirpus-Stengel pro Flächeneinheit stärker transpirieren als die breiten Blattflächen von Helianthus. Endlich genügt es bei einem Versuch, der eine fundamentale Frage entscheiden soll, nicht, die Vergleichsobjekte „ähnlichen Bedingungen" auszusetzen.

Die Größe der inneren Oberfläche ist natürlich nicht der einzige maßgebende Faktor auf seiten des Mesophylls. Die Durchlässigkeit der Membranen für Wasser wird ebenfalls ein gewichtiges Wort mitzusprechen haben. Einen extremen Fall haben wir schon in den Atemhöhlen der Restionaceen kennen gelernt. Und die Verkieselung, die man häufig an den Mesophyllwänden alternder langlebiger Blätter findet, wird ebenfalls die Transpiration herabsetzen.

Die Objekte, die in den mitgeteilten Versuchen zur Verwendung kamen, gehören nach Standort und Blattbau recht verschiedenen Typen an. Die Mehrzahl sind Mesophyten, Nuphar ist extremer Hygrophyt, und Rhododendron ist xerophil. Die Übereinstimmung zwischen der tatsächlichen und der nach der Beschaffenheit der Stomata zu erwartenden Transpirationsgröße war bei allen unverkennbar. Und deshalb ist es nicht unwahrscheinlich, daß bei der Ausdehnung der Versuche auf ein größeres Material die angedeutete Beziehung zwischen Spalten- und Mesophyllkapazität sich im allgemeinen wird finden lassen.

8. Korrelative Verhältnisse.

Es ist selbstverständlich, daß benachbarte Blätter einander gegenseitig in der Dampfabgabe beeinflussen müssen, wenn die Luft nicht sehr stark bewegt ist. Und deshalb ist es ziemlich aussichtslos, die maßgebenden Verhältnisse etwa an einer reichbeblätterten Topfpflanze, wie sie sich zu Transpirationsversuchen sonst wohl eignen würde, analysieren zu wollen. Für manche Studien kommen aus diesem Grund bewurzelte Pflanzen leider wenig in Betracht, und die Verwendung abgeschnittener Teile ist wegen der Gefahr des Welkens immer mißlich.

Wenn also Krutitzky (1882) beobachtet, „daß die Transpiration eines von seiner Mutterpflanze getrennten Blattes ganz unverhältnismäßig stark ausfällt", so braucht man nicht mit dem Autor an eine Ver-

änderung des inneren Zustandes als Ursache zu denken. Und wenn Sorauer (1880) findet, daß bei teilweiser Entlaubung einer Pflanze die übrigbleibenden Blätter verhältnismäßig stärker transpirieren, so ist diese Erfahrung ebenfalls wohl dahin zu interpretieren, daß jedenfalls in ruhiger Luft die Transpiration eines Blattes die eines anderen beeinträchtigt und daß mit der Beseitigung dieser Hemmung die Dampfabgabe der an der Pflanze belassenen Blätter sich vergrößert. Dazu kann natürlich noch eine Spaltenerweiterung kommen, weil das Wurzelsystem einen Teil der Belaubung besser mit Wasser zu versorgen vermag als die ursprüngliche Gesamtmasse der Blätter. Krutitzky hat demnach sicher recht, wenn er meint, man sei „keineswegs berechtigt, die für einzelne Blätter gewonnenen Zahlen auf einen Zweig, geschweige denn auf die ganze Pflanze durch einfache Umrechnung zu übertragen".

In noch höherem Maße gilt das natürlich für größere zusammenhängende Pflanzenbestände, wie Wiesen und Wälder. Und in klarer Erkenntnis dieser Verhältnisse hat v. Höhnel (1879) bei der Schätzung der von Bäumen und von Waldflächen verdampften Wassermengen „versucht, dem Umstand Rechnung zu tragen, daß die Transpirationsbedingungen für die einzelnen Teile einer Pflanze nicht gleich günstig sind und daß insbesondere in geschlossenen Beständen das einzelne Individuum weniger Wasserdampf abgeben wird, als bei isolierter Stellung" (Pfeffer, 1897, pag. 233). Dem ist nur noch beizufügen, daß diese Wirkungen sich in ruhiger Luft stärker geltend machen müssen als bei Wind.

Von einer Beeinflussung, die sich zwischen den beiden Seiten amphistomatischer Blätter geltend machen soll, berichten Unger (1861, p. 430) und Comes (1878, pag. 62).

Unger bedeckte an zwei Blättern von im Garten stehenden Exemplaren von Brassica rapa die Unterseite (genau genommen jedenfalls nur einen Teil derselben) mit einem luftdicht anschließenden Glastrichter. Die Ansammlung von verdichtetem Transpirationswasser war, wie zu erwarten, gering. Als nun an einem der beiden Blätter auf die Oberseite ein Uhrglas von demselben Durchmesser wie die Trichteröffnung lose aufgelegt wurde, sammelte sich im Laufe des Tages im Trichter des oberseits bedeckten Blattes doppelt so viel Wasser als im Trichter des nicht bedeckten. Und Unger zieht aus seiner Beobachtung den Schluß, daß eine Blattseite für die andere bei der Abführung des Dampfes „vikariieren" könne.

Comes ließ drei Blätter von Arum italicum im selben Raum 8 Tage lang (oder wurden die Blätter gewechselt?) in Wasser stehend tran-

spirieren. Ursprünglich verloren die Blätter in der Zeiteinheit gleich viel Gewicht. Dann wurde bei einem Blatt die Oberseite, bei dem zweiten die Unterseite mit Fett bestrichen, das dritte blieb ohne Fettbelag. Jetzt transpirierten die beiden ersten Blätter zusammen mehr als das dritte, und zwar im Verhältnis von 21,85 : 19,30, d. h. getrennte Ober- und Unterseite gaben zusammen um 11,7 % mehr Wasser ab als beide Flächen in einem Blatt vereinigt. Wenn das Resultat etwas besagen soll, muß natürlich die Annahme gemacht werden, daß die drei Blätter sich in allen Teilen vollkommen gleich verhielten.

Burgerstein (1904, pag. 31) referiert die Erfahrungen von Unger und Comes, ohne sie zu diskutieren.

Lloyd (1908, pag. 61) zieht die fraglichen Erscheinungen ohne Besinnen als Stütze für seine Auffassung der Spaltöffnungstätigkeit heran, die uns noch beschäftigen wird. Er ignoriert die Möglichkeit, daß in den erwähnten Versuchen die Spalten sich erweitert haben, was bei Unger recht wohl denkbar ist. Und wenn also eine Blattseite ohne Änderung der Spaltweite und ohne Schwankung der äußeren Bedingungen bald stärker bald schwächer transpiriert, dann muß die Transpirationsgröße zwischen gewissen Grenzen von der Öffnungsweite der Stomata unabhängig sein.

Die Ungerschen Versuche sind von vornherein als Beweisstücke für Lloyd's Auffassung auszuschließen. Wenn die vorher freie Blattoberseite in der hellen Sonne (und solche registriert Unger) mit einer Glasschale bedeckt wird, so stellt sich ohne Zweifel sehr rasch der Glashauseffekt ein. Das Blatt erwärmt sich unter der Wärmefalle, und die unverändert bleibende Unterseite transpiriert stärker als vorher.

Um zu entscheiden, ob auch bei der Versuchsanstellung von Comes rein physikalische Korrelationen von genügender Ausgiebigkeit im Spiel sein können, wurden zwei dünne Glasplatten, 9×12 cm groß, auf einer Seite mit angefeuchtetem Filtrierpapier überzogen, das überall genau bis zum Rand reichte. Die beiden Platten wurden zunächst mit den freien Rückenseiten gegeneinander gekehrt in eine Drahtschleife gefaßt und ihr Gewichtsverlust innerhalb einiger Minuten bestimmt, dann wurde jede Platte einzeln gewogen, darauf wieder beide usf.

Bis 0,05 g Gewicht verloren gingen, verstrichen bei

a + b	$2^3/_4$'	a + b	3'	a + b	3'
a	$4^1/_2$'	a	$4^3/_4$'	a	5'
b	5'	b	$5^1/_2$'	b	$4^1/_2$'
				a + b	3'

Der Versuch dauerte nicht ganz 2 Stunden.

Aus den Wägungen folgt, daß die beiden Platten weniger stark evaporieren, wenn sie vereinigt, als wenn sie getrennt sind. Und zwar verhalten sich die Evaporationsgrößen im Mittel wie 5:6, d. h. die Evaporation steigt infolge der Trennung der beiden Flächen um 20%.

Die Erscheinung ist leicht zu erklären. Einmal wird der Dampf an den Rändern der Platten sich nach allen Richtungen ausbreiten, so daß eine Platte für die andere das Diffusionsgefälle vermindert. Und zweitens wird die Wärmezufuhr aus der Atmosphäre ausgiebiger sein, wenn der nicht angefeuchtete Rücken der Platte freiliegt.

Beim amphistomatischen Blatt wird die direkte Wechselwirkung der beiden Seiten dieselbe sein wie bei den feuchten Platten. Wird also die Transpiration einer Seite unterdrückt, so wird die der anderen Seite schon deswegen steigen. Zudem wird sich infolge der Verminderung der Evaporation des ganzen Blattes die Temperatur der Gewebe erhöhen, was wieder eine verhältnismäßige Steigerung der Transpiration der freien Seite zur Folge haben muß.

9. Die Wirkung des Windes.

Brown und Escombe[1]) sind auf Grund der Formel, die sie für die Berechnung der stomataren Transpiration verwenden, zu dem Schluß gekommen, daß die Wirkung selbst rascher Luftbewegung sehr gering ausfallen müsse. Es soll ja nur die wirksame Länge des Spaltöffnungsporus durch den Einfluß des Windes von $1+\frac{r\pi}{2}$ auf $1+\frac{r\pi}{4}$ sinken, folglich das Verhältnis bestehen:

$$\text{Transpir. (Ruhe)} : \text{Transpir. (Wind)} = \left(1+\frac{r\pi}{4}\right) : \left(1+\frac{r\pi}{2}\right).$$

Wie oben dargelegt, kommt aber in ruhiger Luft Kuppenbildung nicht nur über den einzelnen Stomata, sondern auch über der ganzen Blattfläche zustande. Wie groß die wirksame Höhe der großen Kuppe anzunehmen ist, ist pag. 40 angegeben. Die Proportion ist also zu schreiben:

$$\text{Transpir. (Ruhe)} : \text{Transpir. (Wind)} = \frac{1+\frac{r\pi}{4}}{n\cdot r^2\pi} : \left(\frac{R}{4}+\frac{1+\frac{r\pi}{2}}{n\cdot r^2\pi}\right),$$

wobei $\frac{R}{4}$ nicht leicht größer als 1 wird. Daraus geht hervor, daß der

1) 1900, pag. 276; 1905, pag. 80; zitiert von Dixon, 1900, pag. 4. — Lloyd, 1908, pag. 37, t. 37, gibt nach den Brown'schen Formeln die Berechnung für verschiedene Öffnungszustände einer Spaltöffnung von gegebenen Dimensionen. Die Zahlen sind nur für Wind brauchbar.

Unterschied zwischen Wind und Ruhe um so größer ist, je größer das Blatt ist und je zahlreicher und weiter die Spalten sind, d. h. je geringer der Widerstand der Epidermis ist im Verhältnis zum Widerstand der Kuppe über dem ganzen Blatt. Der größte Verhältniswert wurde für Archangelica berechnet, wo die stomatare Transpiration im Wind zehnmal so groß ausfallen sollte wie in ruhiger Luft.

In der folgenden Tabelle ist, wie in Tabelle 11, auch der cuticulare Wasserverlust in Rechnung gezogen, der im Wind immer etwa doppelt so groß war wie in ruhiger Luft.

Tabelle 12.

Nr. des Versuchs	Name der Pflanze	Verhältnis Wind : Ruhe	
		beobachtet	berechnet
2	Nuphar	4,6 : 1	5,2 : 1
3	„	5 : 1	9 : 1
4	Hydrangea	1,8 : 1	3,4 : 1
7	Archangelica	4 : 1	9,5 : 1
10	Gentiana	2,5 : 1	3,3 : 1
11	„	3 : 1	2,5 : 1

Zu diesen eigenen Beobachtungen kommen als empirisches Material noch die viel besser ausgeführten Versuche von Wiesner (1887), der im Wind von 3 m pro Sekunde häufig eine Steigerung der Transpiration auf das Doppelte fand, bei Hydrangea sogar auf das Vierfache. Wenn Lloyd (1908, pag. 34, Anm. 2) Resultate erhielt, die praktisch den Formeln von Brown und Escombe entsprechen, so rührt das wahrscheinlich von der Anwendung der unbrauchbaren Potometermethode her. (Vgl. pag. 491.)

Meine Experimente haben gewöhnlich die theoretisch postulierte Größe der Steigerung im Wind nicht ergeben. Daß die Pflanzen, wie die Potometerversuche gezeigt haben, im Wind viel weniger saugten als sie transpirierten, konnte wegen der Kürze der Versuchszeit die Transpiration nicht herabdrücken. Es ist aber zu bedenken, daß bei der Berechnung die Temperatur des Blattes als konstant angenommen ist, während sie tatsächlich im Wind infolge der Transpirationserhöhung sinken muß. Der Druck des gesättigten Dampfes im Blattinnern nimmt also ab und damit die Potentialdifferenz. Der Unterschied zwischen der Transpirationsgröße in Ruhe und der bei Wind kann demnach nicht ganz den berechneten Wert erreichen. Zu einem anderen Teil ist die Differenz zwischen Beobachtung und Berechnung vielleicht

durch die mehr als primitive Versuchsanstellung bedingt, die wohl keinen kontinuierlichen Luftstrom von genügender Stärke zu unterhalten imstande war.

Diese Fehlerquellen treten aber wahrscheinlich zurück gegenüber einem anderen Faktor. Es ist sehr wohl denkbar, daß im Wind bei den verwendeten Objekten das Mißverhältnis zwischen Diffusionskapazität der Spalten und Evaporationsvermögen des Mesophylls sich einstellt, wie Lloyd es sich dauernd vorhanden denkt. Es würde also bei Wind der Sättigungsdruck des Wasserdampfes nicht unmittelbar unter der Spaltöffnung, sondern tiefer im Mesophyll liegen, was für die regulatorische Wirksamkeit der Spaltöffnungstätigkeit von Bedeutung wäre. Eine sichere Entscheidung darüber läßt sich vorläufig nicht treffen.

Jedenfalls stimmen aber meine Formeln für die Vergrößerung der Diffusionskapazität im Wind mit den Erfahrungen besser überein als die von Brown und Escombe. Während ich z. B. für Nuphar, Versuch 2, eine Steigerung von 1 auf 5,2 berechne und von 1 auf 4,6 beobachte, berechnet sich nach Brown das Verhältnis auf 1 : 1,12. Nicht zu vergessen ist, daß Brown und Escombe nur die stomatare Transpiration ins Auge fassen und von einer Schätzung der cuticularen absehen, während diese kleinere Komponente in meiner Berechnung berücksichtigt ist. Doch ändert das an der Sache nicht viel, weil die epidermoidale Wasserabgabe nicht sehr ausgiebig ist und in meinen Versuchen im Wind ziemlich regelmäßig nur aufs Doppelte stieg.

Ob die Steigerung der stomataren Transpiration im Wind allein auf die Entfernung der „Kuppe“ zurückzuführen ist, das ist natürlich fraglich. Brown und Escombe (1905, pag. 81) weisen darauf hin, daß bei starker Bewegung des Blattes ein abwechselndes Aus- und Einströmen der Luft von und zu den Intercellularen herbeigeführt werden könnte, wobei die innere Atmosphäre des Blattes sich wohl verhältnismäßig trocken erhalten würde.

Bei ganz gleichmäßiger Luftbewegung und konstanter Orientierung des Blattes muß starker Wind wohl eine saugende bzw. eine stauende Wirkung auf die Interzellularenluft ausüben, je nachdem er über die Blattfläche wegstreicht oder auf sie aufprallt. Im ersten Fall wird die Luft im Spaltöffnungsporus verdünnt und die Transpiration gesteigert, im zweiten wird die Luft verdichtet und die Diffusion herabgedrückt.

Die bedeutende Steigerung der Diffusionskapazität im Wind läßt nun auch den Spaltenschluß, der bei starker Luftbewegung sich häufig einstellt (vgl. z. B. Wiesner, 1887), teleologisch verständlich erscheinen.

Kausal ist dieser Spaltenschluß (bzw. Spaltenverengerung) vielleicht in dem Sinne bedingt, daß im Wind leicht beginnendes Welken eintritt.

Wird die Transpiration schon bei einzelnen großen Blättern im Wind mehrmals größer als in ruhiger Luft, so muß die Wirkung trockener Winde auf große alleinstehende Bäume und weithin zusammenhängende Vegetationsflächen außerordentlich stark sein. Innerhalb einer dichten Baumkrone sättigt sich ja ruhige Luft fast mit Dampf, und auch außerhalb hüllt der ganze Baum sich in einen dicken Dunstmantel ein. Ebenso lagert über einer Wiese eine hohe Dampfschicht, wenn Windstille herrscht. Durch Wind werden diese mächtigen „Kuppen" entfernt. Streicht der Wind nun über weite, mit Vegetation bedeckte Flächen, so vermag er wohl einen gewissen Ausgleich der Luftfeuchtigkeit in der Nähe der transpirierenden Pflanzen herbeizuführen, ohne aber die Luftfeuchtigkeit im ganzen beträchtlich vermindern zu können. Trifft aber trockener, über vegetationsarme Strecken kommender Wind auf einen Pflanzenbestand, so wird der Unterschied zwischen dem Wasserverlust in ruhiger und dem in rasch bewegter Luft sehr bedeutend sein. Solche Verhältnisse müssen z. B. in Oasen sich einstellen.

10. Die Regulierung der Transpiration durch die Spaltöffnungstätigkeit.

Wenn die Transpiration eines Laubblattes so weit hinter der theoretisch möglichen Größe zurückbliebe, wie Brown und Escombe bei Helianthus gefunden haben (vgl. pag. 504), so hieße das nichts anderes, als daß die Spaltöffnungen bei maximaler Öffnungsweite nicht auf ihre volle Diffusionskapazität ausgenützt werden; der Grund dafür könnte nur der sein, daß die imbibierten Mesophyllmembranen infolge ihrer physikalischen Eigenschaften den Raum unter den zur Maximalweite geöffneten Stomata nicht dampfgesättigt zu erhalten vermöchten. Daraus hat Lloyd (1908, pag. 34, 61) den Schluß gezogen, daß die Spaltöffnungen in der Nähe der maximalen Öffnungsweite durch Verengerung die Transpirationsgröße nicht zu regulieren vermöchten.

Die Berechtigung dieses Schlusses habe ich in einem Referat[1]) über Lloyd's Arbeit zugegeben, ebenso wie Brown und Escombe für die Aufnahme von CO_2 in das Blatt ähnliche Verhältnisse anzunehmen schienen (1900, pag. 278). Aber bei eingehenderer Betrachtung stellt sich das Problem anders dar. In irgend einer Entfernung von

1) Botan. Ztg. 1909, Sp. 36. In diesem Referat ist der Terminus Koëffizient in einem von dem gewöhnlichen Gebrauch abweichenden Sinn verwendet, doch läßt sich das dort Gesagte wohl auch so nicht mißverstehen.

der Spaltöffnung wird der Dampf in den Interzellularen gesättigt sein (doch ist das für die versuchte Lösung der Frage nicht einmal notwendig, der Dampf braucht nur konstanten Druck zu haben), nur unmittelbar unter der Spalte ist der Dampf schon verdünnt. Nun ist es gleichgiltig, ob wir den Dichtigkeitsabfall zwischen dem Punkt der Sättigung und der Außenluft ins Auge fassen oder den Abfall zwischen der inneren und der äußeren Mündung des Porus. Im ersten Fall haben wir ein kompliziertes Diffusionssystem von bedeutender Länge vor uns, das besteht aus einer Anzahl enger Interzellularkanäle, der Atemhöhle, und dem Porus. Eine Verengerung des Porus, der nur ein kurzes Stück des Systems ist, wird also zwar nicht in dem Maß wirken, wie wenn dieselbe Dichtigkeitsdifferenz zwischen den Enden des Porus bestünde, aber eine Veränderung der Spaltweite kann doch nicht eintreten, ohne daß die Diffusionskapazität des Systems beeinflußt wird.

Und gehen wir von der Dichtigkeitsverteilung zwischen den Enden des Porus aus, so läßt sich wieder leicht zeigen, daß jede Änderung der Spaltweite eine entsprechende Änderung der Diffusionsgröße hervorrufen muß. Allerdings ist der Zusammenhang zwischen Spaltweite und Diffusionskapazität nicht so einfach wie in dem Fall, wo knapp unter der Spaltöffnung der konstante Sättigungsdruck herrscht, eben weil der Porus nicht das ganze System repräsentiert.

Es sei der innere Teil des zu einer Spaltöffnung gehörenden Röhrensystems dargestellt durch die Röhre vom Radius R und der Länge L, der Porus durch die enge obere Röhre vom Radius r und der Länge l. Auf dem Grund der weiten Röhre sei die Spannung des Dampfes p_1, an der Grenze zwischen der weiten und der engen Röhre p, an der äußeren Mündung des Porus $p_0 = 0$. Durch den Querschnitt der beiden Röhren strömt in der Zeiteinheit gleich viel Dampf, es ist also, wenn wir der Übersichtlichkeit wegen die Kuppenbildung unter dem Porus vernachlässigen,

$$\frac{R^2(p_1 - p)}{L} = \frac{r^2(p - 0)}{l}. \quad \text{Und daraus} \quad p = p_1 \cdot \frac{R^2 l}{r^2 L + R^2 l}.$$

Das heißt, p nimmt zu, wenn r kleiner wird, und nimmt ab, wenn r größer wird, so daß eine Veränderung von r die Diffusion nicht in dem Maße beeinflußt, wie wenn p konstant wäre.

Etwas Ähnliches ist auf alle Fälle bei den Restionaceen verwirklicht, bei denen durch Cuticularisierung der langen Atemhöhle unter den Spaltöffnungen ein innerer Widerstand eingeschaltet ist (vgl. unten pag. 532). Hier hat eine Veränderung der Spaltweite weniger Einfluß auf die Transpirationsgröße als bei einem gewöhnlichen Spaltöffnungs-

apparat, weil die innere Komponente des Widerstandes unveränderlich ist. Und im Prinzip das gleiche kann eintreten, wenn die Atemhöhle lang und eng ist, ohne undurchlässige Wände zu haben.

Wie schon oben angedeutet worden ist, kann aber außerdem überhaupt nicht leicht von dem Grund der Atemhöhle an bis in die tieferen Interzellularen hinein ein konstanter Dampfdruck herrschen, weil die inneren Gewebe bis zu einer gewissen Tiefe wärmer sein werden als die äußersten. Und wenn der Temperaturunterschied infolge intensiver Besonnung, die in den äußeren Schichten des Pflanzenkörpers energische Transpiration und damit Wärmeverlust herbeiführt, bedeutend ist, so kann auch die Dampfspannung im Blattinnern beträchtlich höher sein als in der Atemhöhle. Der Porus der Spaltöffnung ist dann tatsächlich nur ein Stück des ganzen wirksamen Diffusionssystems.

Etwas Ähnliches scheint sich nach dem Ausfall der Versuche (vgl. pag. 60) im Wind einzustellen; auch hier rückt die Maximalspannung des Dampfes wahrscheinlich von der Atemhöhle weg ins Innere. Die regulierende Wirksamkeit der Spaltöffnungen wäre also unter solchen Bedingungen geringer anzuschlagen, als meine Formeln angeben, aber sie wäre bei keiner Öffnungsweite gleich Null, wie Lloyd annimmt.

In welcher Weise der Lloyd'sche Gedanke hätte verfolgt werden müssen, habe ich in dem erwähnten Referat angedeutet. Aber Lloyd folgert aus der Mitteilung von Brown und Escombe nur, daß Schwankungen der Transpirationsgröße ohne Veränderungen der Spaltweite sich einstellen können. Das hat wohl noch niemand bezweifelt für den Fall, daß die äußeren Bedingungen für die Evaporation sich ändern. Und auf Grund der selbstverständlichen Vorstellung, daß eine lebende Pflanze, genau so wie ein Glas mit Wasser, in höherer Temperatur oder in trocknerer Luft mehr Wasser verliert als in einem kälteren oder feuchteren Raum, hat Livingston (1906, pag. 46) den zweifellos sehr fruchtbaren Begriff der „relativen Transpiration", als des Verhältnisses zwischen der Wasserabgabe des lebenden Objekts und der Evaporation einer freien Wasserfläche, geschaffen.

Die Versuche, die Lloyd (1908, pag. 45) macht, um das Dogma von der regulatorischen Tätigkeit der Spaltöffnungen zu erschüttern, bestehen darin, daß er transpirierende Pflanzen aus Dunkel in Hell überführt oder umgekehrt und feststellt, ob der dabei erfolgenden Änderung der Transpirationsgröße eine Erweiterung oder Verengerung der Spalten entspricht. In einem Teil der Fälle bleiben die Schließzellen ganz in Ruhe, in anderen Experimenten ist die Veränderung der Spaltweite doch nicht ausgiebig genug, um die Depression oder die

Steigerung der Transpiration zu erklären. Die Berechnungen, die diesem Urteil zugrunde liegen, sind nach den Formeln von Brown und Escombe ausgeführt, die den Einfluß der Spaltweite auf die Transpiration für ruhige Luft zu groß angeben. Zudem tritt in Lloyd's Berechnungen als einzige Variable die Spaltweite auf, der Komplex der übrigen Faktoren, die für die Diffusion des Wasserdampfs mit maßgebend sind, wird als Konstante eingeführt. Aber sicher mit Unrecht. Denn schon der Wechsel der Beleuchtungsintensität muß einen Einfluß auf die Diffusion ausüben, und dazu kommen zweifellos noch Unterschiede in Feuchtigkeits- und Temperaturverhältnissen zwischen den verwendeten hellen und dunklen Räumen. Diese ausschlaggebenden äußeren Bedingungen sind in Lloyd's Tabellen nicht registriert, zudem sind z. B. nach der Überführung von Hell in Dunkel im finstern Raum, also bei ziemlicher Konstanz der äußeren Faktoren, nie zahlreichere Beobachtungen gemacht, die den Zusammenhang zwischen Transpirationsgröße und Spaltweite zu untersuchen gestatten würden. Infolgedessen sind die umfangreichen Versuchsreihen Lloyd's für die Lösung der Frage leider nicht verwendbar.

Die oben mitgeteilten Erfahrungen haben die Richtigkeit der Annahme, von der Lloyd auf Grund der Beobachtung von Brown und Escombe ausgeht, jedenfalls für ruhige Luft sehr in Frage gestellt. Und es wäre nun eine wertvolle Kontrolle der oben gewonnenen Resultate, wenn auch an einem und demselben Objekt die abgeleiteten Formeln durch Betrachtung des Zusammenhangs zwischen Spaltweite und Transpirationsgröße geprüft werden könnten.

Weil wir nur Verhältniswerte brauchen, ist die Diffusionsgröße für ruhige Luft zu berechnen nach der Formel

$$\frac{k \cdot \varrho}{\frac{R}{4} + \frac{1 + \frac{r\pi}{2}}{n \cdot r^2 \pi}}$$

Die Bedeutung der Buchstaben siehe pag. 494. Wenn k und ϱ während des Versuchs nicht schwanken, kann $k \cdot \varrho$ durch 1 ersetzt werden.

$$\frac{1 + \frac{r\pi}{2}}{n \cdot r^2 \pi}$$

ist der Ausdruck für den Widerstand der von Spaltöffnungen durchbohrten Epidermis. Dieser Widerstand ist um so größer, je kleiner

die Querschnittsfläche $r^2\pi$ der einzelnen Spalte und je kleiner die Zahl n der Stomata auf 1 qcm ist. Sind diese beiden Größen bedeutend, so kann der Widerstand kleiner sein als $\frac{R}{4}$. In solchem Fall wird eine Veränderung der Spaltweite auf die Transpirationsgröße einen geringen Einfluß haben, weil der Summand $\frac{R}{4}$ im Nenner, der Ausdruck für den Widerstand der „Kuppe“ über der großen Blattfläche, konstant bleibt und den Ausschlag gibt. Bei gleicher Zahl (pro Flächeneinheit) und Größe der Spalten ist die Wirksamkeit der Spaltenverengerung natürlich bei einem kleinen Blatt bedeutender als bei einem größeren. In den Berechnungen zu den Versuchen, bei denen nur große Blätter zur Verwendung kamen, ist $\frac{R}{4}$ überall gleich 1 gesetzt.

Die Transpiration kann also in ruhiger Luft nicht so nahe der Spaltweite folgen, wie Lloyd unter Zugrundelegung der Formel von Brown und Escombe annimmt. Seine Formel $\frac{K \cdot r^2\pi}{1 + \frac{r\pi}{2}}$ gibt für die Schwankungen der Transpiration viel zu große Werte.

Zur Lösung der Frage muß dasselbe Objekt mit weit offenen und mit engeren Spalten unter gleichen äußeren Bedingungen auf die Transpirationsgröße hin beobachtet werden. Als das einfachste Mittel, Spaltenverengerung herbeizuführen, erscheint zunächst das Welkenlassen. Die Methode erweist sich aber bei genauerem Zusehen als unbrauchbar. Denn wenn die Wasserzufuhr ausbleibt, müssen die Membranen trockener werden und damit die Transpiration weiter sinken, als es die Verengerung der Spalten bedingt.

Es müssen also am vollturgeszenten Blatt die zuerst weit geöffneten Spalten zur Verengerung veranlaßt werden. Das einzige Mittel hierzu ist Entziehung des Lichtes. Leider reagieren bei weitem nicht alle Pflanzen darauf, wie schon Leitgeb beobachtet hat. Gentiana lutea z. B., deren Blätter sich sonst für Transpirationsstudien wegen der Größe der Spalten, des Fehlens kleiner Nerven und der geringen Neigung zum Welken vorzüglich eignen, läßt die Spalten im Dunkeln, also im Freien während der Nacht, weit offen.

Callisia repens und Tradescantia viridis reagieren auf Beleuchtungswechsel sehr gut. Leider öffneten aber Topfpflanzen, die ich öfter untersuchte, ihre Spalten im Licht nicht weit, und abgeschnittene Stengel können zu länger dauernden Versuchen nicht verwendet werden, weil

austretender Schleim die Schnittflächen bald verstopft, so daß Welken eintritt. Andere Topfpflanzen erschienen aus verschiedenen Gründen ebenfalls nicht geeignet, z. B. sind an Stengeln mit zahlreichen kleinen Blättern die physikalischen Korrelationen (vgl. pag. 506) viel zu schwer zu übersehen. So blieb nichts übrig, als zu abgeschnittenen Blättern bzw. Stengeln zu greifen, an denen nach mehreren Stunden keine Welkungserscheinungen sich bemerkbar machten. Solche Objekte waren Paeonia officinalis, Archangelica officinalis, Aconitum lycoctonum.

Blätter oder beblätterte Sprosse wurden im sonnigen Garten abgeschnitten, rasch in Wasser gesteckt und unter Wasser um einige Zentimeter gekürzt. Im Zimmer wurden die Objekte nach Abnahme von Epidermisschnitten in Kölbchen mit Wasser gesetzt und auf die im Dunkelzimmer stehende Wage gebracht. Während der Wägungen brannte eine schwache elektrische Glühlampe, sonst war das Zimmer vollständig finster. In der ersten Zeit transpirierten die Objekte mit weit geöffneten Spalten, allmählich mußte der Lichtentzug seine Wirkung ausüben und Spaltenverengerung veranlassen. Die äußeren Bedingungen, Temperatur und Luftfeuchtigkeit, wurden bei jeder Wägung gemessen und im allgemeinen sehr konstant gefunden. Die Temperatur schwankte im Laufe eines Tages selten um einen Grad. Die Feuchtigkeit nahm öfters um 1—3 % zu. Natürlich ließen sich diese Veränderungen, weil bekannt, leicht in Rechnung ziehen.

Wenn die Transpiration gegenüber der anfänglichen Größe merklich vermindert war, wurden wieder Epidermisstücke in Alkohol fixiert.

Eine unbeträchtliche Depression des Wasserverlustes im allerersten Anfang hängt wohl damit zusammen, daß die Objekte zunächst wärmer waren als später und daß der stationäre Zustand der Feuchtigkeitsverteilung in der Nähe der Blätter sich erst nach einiger Zeit einstellt. Aber bald müssen die äußeren Bedingungen für die Evaporation stabil werden, und für die Differenzen in der Dampfabgabe kann nur noch das Spiel der Spaltöffnungen verantwortlich gemacht werden.

1. Gentiana lutea. 16. u. 17. Juni 1905. Ein großes Blatt im Dunkelzimmer. $t = 17 - 17{,}5\,^{0}$. $F = 67 - 69\,\%$. Mittlere Spaltweite vor dem Versuch 16 : 6 μ, ändert sich während des ganzen Versuchs nicht.

Das Blatt verliert pro Minute:

$7^h\ 56' - 8^h\ 8'$ a. m.:	0,0166 g;
$8^h\ 8' - 8^h\ 45'$:	0,014 g;
$8^h\ 45' - 9^h\ 48'$:	0,014 g;
$9^h\ 48' - 10^h\ 55'$:	0,0134 g;

10^h 55′—11^h 58′:	0,014	g;
11^h 58′— 2^h 45′ p. m.:	0,014	g;
2^h 45′— 3^h 58′:	0,014	g;
3^h 58′— 5^h 30′:	0,015	g;
5^h 30′— 6^h 7′:	0,015	g;
6^h 7′— 7^h 22′:	0,015	g;
7^h 22′— 8^h 50′:	0,015	g;
8^h 50′— 9^h 55′:	0,0146	g;
9^h 55′ p. m. — 7^h 45′ a. m.:	0,015	g;
7^h 45′— 8^h 21′:	0,015	g.

2. Paeonia officinalis. 19. Juni 1909. Ein Blatt im Dunkelzimmer. $t = 18 - 18{,}5\,^0$. $F = 70 - 70{,}5\,\%$. Mittlere Spaltweite am Anfang 25 zu 2,2 μ, am Schluß auf die Hälfte geschätzt, 25 : 1,1 μ. Länge des Porus 19 μ. 6180 Spaltöffnungen auf 1 qcm, nur unten.

Das Blatt verliert pro Minute:

8^h 49′— 9^h 17′ a. m.:	0,0214	g;
9^h 17′—10^h 23′:	0,020	g;
10^h 23′—12^h 13′ p. m.:	0,018	g;
12^h 13′— 6^h 7′	0,015	g.

Verminderung der Transpiration

beobachtet: von 1 auf 0,7;
berechnet: von 1 auf 0,63.

3. Archangelica officinalis. 18. Juni 1909. Ein Teil eines großen Blattes im sonnigen Garten geholt, bald ins Dunkelzimmer. $t = 18\,^0$. F am Anfang $= 66\,\%$, am Ende $= 68\,\%$. Mittlere Spaltweite am Anfang 13 : 3 μ, am Ende 10 : 1 μ. Länge des Porus 11 μ. 45 000 Spaltöffnungen auf 1 qcm, nur unten.

Das Blatt verliert pro Minute in Gramm:

12^h 19′—12^h 42′:	0,019;
12^h 42′— 2^h 39′:	0,019;
2^h 39′— 3^h 52′:	0,016;
3^h 52′— 5^h 27′:	0,014;
5^h 27′— 7^h 17′:	0,012.

Verminderung der Transpiration

beobachtet: von 1 auf 0,63;
berechnet: von 1 auf 0,76.

4. Archangelica officinalis. 5. Juli 1909. Endteil eines großen Blattes im Dunkelzimmer. $t = 17 - 17{,}4\,^0$. $F = 63 - 66\,\%$. Mittlere Spaltweite am Anfang 12 : 3,4 μ, am Ende 9 : 1 μ. Länge des Porus 11 μ. 45 000 Spaltöffnungen auf 1 qcm, nur unten.

Das Blatt verliert pro Minute:

8^h 19′— 8^h 49′ a. m.:	0,057 g; 0,055 g; 0,05 g; 0,05 g; 0,05 g; 0,05 g; 0,05 g;
8^h 49′—10^h 49′:	0,042 g;
10^h 49′—10^h 54′:	0,04 g; 0,037 g;
10^h 54′—12^h 25′:	0,03 g;
12^h 25′—12^h 28′:	0,027 g.

Verminderung der Transpiration

beobachtet: von 5 auf 3 oder von 1 auf 0,6;

berechnet: von 1 auf 0,72.

5. Archangelica officinalis. 5. Juli 1909. Seitenteil eines großen Blattes im Dunkelzimmer. Alles wie vorher.

Das Blatt verliert pro Minute in Gramm:

9^h 10′— 9^h 31′ a. m.:	0,033; 0,03; 0,03; 0,029;
9^h 31′—10^h 45′:	0,025; 0,025;
10^h 45′—12^h 42′:	0,02; 0,018; 0,018.

Verminderung der Transpiration

beobachtet: von 30 auf 18 oder von 1 auf 0,6;

berechnet: von 1 auf 0,72.

6. Aconitum lycoctonum. 27. Juli 1909. Ein beblätterter Stengel im sonnigen Garten geholt, bald ins Dunkelzimmer. $t = 21{,}5\,^0$. $F = 63\,\%$. Mittlere Spaltweite am Anfang 12,9 : 6,3 μ, am Ende 12,4 zu 3 μ. Länge des Porus 13 μ. 8240 Spaltöffnungen auf 1 qcm, nur unten.

Der Stengel verliert pro Minute in Gramm:

8^h 50′— 9^h 8′ a. m.:	0,05; 0,05; 0,044; 0,05; 0,036; 0,044; 0,044; 0,04;
8^h 8′— 8^h 43′:	0,039; 0,036; 0,036;
8^h 43′—10^h 37′:	0,031; 0,03; 0,03.

Verminderung der Transpiration

beobachtet: von 44 auf 30 oder von 1 auf 0,7;

berechnet: von 1 auf 0,809.

Die Tabelle 13, die die Ergebnisse der Versuche zusammenfaßt, zeigt, daß die tatsächliche Depression fast immer bedeutender war, als die Berechnung erwarten ließ. Dazu kommt noch, daß die cuticulare Komponente, die natürlich ziemlich konstant bleiben wird, nicht in Rechnung gezogen ist. Alle Messungen als richtig angenommen, kann die Differenz davon herrühren, daß der Widerstand der Kuppe über der Blattfläche, der als 1 gerechnet wurde, zu hoch angesetzt ist. Sollte

Tabelle 13.

Nr. des Versuchs	Name der Pflanze	Depression der Transpiration	
		beobachtet von 1 auf	berechnet von 1 auf
1	Gentiana	1	1
2	Paeonia	0,7	0,63
3	Archangelica	0,63	0,76
4	„	0,6	0,72
5	„	0,6	0,72
6	Aconitum	0,7	0,81

auch hier kein Fehler stecken, so kann die starke Depression im Experiment von beginnendem Welken, also beginnender Austrocknung der Membranen herkommen, wovon freilich äußerlich nichts zu merken war. Und endlich könnte eine rein physiologische Regulation im Spiel sein, infolge deren im Dunkeln die Luft in den Atemhöhlen nicht ganz dampfgesättigt erhalten wird.

Eine Entscheidung zwischen diesen verschiedenen Erklärungen der beobachteten Unstimmigkeit läßt sich zur Zeit nicht treffen. Und infolge seiner Unklarheit ist der Versuch für meine Auffassung, die den Maximaldruck des Wasserdampfes in ruhiger Luft knapp unter der Spaltöffnung sucht, keineswegs streng beweisend. Aber so viel kann man jedenfalls sagen, daß der mangelhafte Versuch eher gegen Lloyd spricht als für ihn, so daß wir zunächst keinen Grund haben, an den altgewohnten Vorstellungen von der regulatorischen Wirksamkeit der Spaltöffnungen etwas zu ändern.

Das gilt freilich nur mit einer wichtigen Einschränkung. Der Größe der zusammenhängenden Blattfläche ist bisher nie Rechnung getragen worden, während wir jetzt wissen, daß in ruhiger Luft die Regulation bei gleicher Veränderung der Spaltweite an einem kleinen Blatt ausgiebiger sein muß als bei einem großen.

Falls auch im Wind das Mesophyll so viel Dampf liefert, als die Spaltöffnungen abzuführen imstande sind, ist die Bedeutung der Spaltweite für die Transpirationsgröße in bewegter Luft viel größer als in ruhiger. Die Kuppe über dem Blatt fehlt ja, und deshalb ist die Diffusionskapazität proportional dem Ausdruck

$$\frac{r^2}{1 + \frac{r\pi}{4}}.$$

Wenn dagegen im Wind der Sättigungsdruck des Wasserdampfes aus der Atemhöhle in tieferliegende Interzellularen zurückgedrängt wird,

was nach dem Ausfall der Versuche (vgl. Abschn. 9, pag. 510) sehr wohl der Fall sein kann, dann ist die regulatorische Wirksamkeit des Spiels der Spaltöffnungen nicht so bedeutend, als der Ausdruck

$$\frac{r^2}{1+\frac{r\pi}{4}}$$

angibt, aber bei großen Blättern wohl immer noch größer als in ruhiger Luft.

Zusammenfassend darf man also wohl sagen: In ruhiger Luft und mäßiger Beleuchtung erfolgt die Regulation der Transpirationsgröße durch die Spaltöffnungstätigkeit so, wie es der Fall sein muß, wenn der Dampfdruck unter der Spaltöffnung ungefähr konstant bleibt. Bei Wind und bei intensiver Bestrahlung wird wahrscheinlich der Dampfdruck knapp unter der Spaltöffnung mit abnehmender Spaltweite höher, mit zunehmender niedriger, so daß die regulatorische Wirksamkeit der Stomata nicht so ausgiebig ist, wie sie bei Konstanz des Druckes in der Atemhöhle wäre. In keinem Fall ist der Zusammenhang zwischen Spaltweite und Transpirationsgröße ein ganz einfacher, weil nicht allein der Widerstand des Porus maßgebend ist, sondern außerdem in ruhiger Luft der Widerstand der Kuppe über der ganzen Fläche, bei Wind der Widerstand innerer Interzellularen wirksam ist.

11. Die Bedeutung des Luftdrucks.

Wie Burgerstein (pag. 132) mitteilt, weist schon Sprengel darauf hin, daß Pflanzen in großen Meereshöhen stärker transpirieren als in geringen. Das rührt z. T. davon her, daß der Dunstdruck, die Partiärpressung des Wasserdampfs, mit zunehmender Höhe abnimmt. Aber auch bei konstant gehaltener absoluter Feuchtigkeit der Atmosphäre wird die Diffusionsgeschwindigkeit des Wasserdampfs durch die Dichtigkeit der Luft beeinflußt. Und zwar ist nach Hann (1906, pag. 157) „die Verdampfungsgeschwindigkeit dem Luftdruck umgekehrt proportional. Auf größeren Höhen verdampft bei gleicher Temperatur und gleicher Luftfeuchtigkeit mehr Wasser als unten, und zwar im Verhältnis der Barometerstände unten und oben“. (Vgl. aber eine kurze Bemerkung von Pfeffer, 1897, pag. 231.) Bei den Berechnungen des Abschnitts 6 ist diese Beziehung schon erörtert und berücksichtigt worden.

Ganz neuerdings haben Sampson und Allen (1909, pag. 48) mit Pflanzen Versuche angestellt, die das meteorologische Gesetz bestätigen. Sie machten (mit denselben Exemplaren?) Transpirationsmessungen bei 2600 m und 3800 m; die Beleuchtung soll in beiden

Höhen gleich gewesen sein, der Barometerstand natürlich oben niedriger, und die relative Feuchtigkeit oben sogar höher als unten. Die Transpiration erschien in der Höhe gesteigert, und zwar verhielten sich die an beiden Orten erreichten Werte wie 44:56 bzw. wie 39:43.

Im Anschluß an diese Untersuchungen setzten die amerikanischen Autoren dann auch Topfpflanzen von Helianthus unter dem Rezipienten künstlich verschiedenen Luftdrucken aus, während alle übrigen Bedingungen konstant gehalten worden sein sollen; leider fehlen nähere Angaben über diesen konstanten Komplex. Die Mittelwerte der Ergebnisse sind mit einigen rechnerischen Folgerungen in der Tabelle 14 zusammengestellt.

Tabelle 14.

	Druck der Atmosphäre in Millimeter Hg	Transpiration	Druck von I / Druck	Transpiration / Transpiration von I
I	734	2,59	—	—
II	508	3,47	1,44	1,34
III	381	3,59	1,99	1,39

Die Erniedrigung des Atmosphärendrucks von 734 mm auf 508 mm hat also ungefähr die theoretisch zu erwartende Wirkung, bei weiterer Erniedrigung auf 381 mm bleibt der beobachtete Wert weit hinter dem berechneten zurück. Vielleicht ist Spaltenschluß eingetreten.

12. Die Wirkung von Luftfeuchtigkeit, Temperatur und Bestrahlung.

Wenn wir den rein physikalischen Vorgang der Verdampfung ins Auge fassen und von der physiologisch bedingten Regulation des Prozesses durch das Spiel der Spaltöffnungen absehen, so fragt es sich bei der Beurteilung irgendwelcher äußeren oder inneren Bedingungen nur, in welcher Weise diese das Evaporationsgefälle, d. h. die Differenz zwischen der im Blattinnern und der an der Blattoberfläche herrschenden Dampfspannung, beeinflussen. Der Faktor, auf den bei konstantem Barometerstand in letzter Linie alles hinausläuft, ist also die Feuchtigkeit der inneren und äußeren Atmosphäre, und die Temperatur, die seit lange als ein für die Transpiration maßgebendes Moment erkannt ist, kommt fast nur indirekt in Betracht, insofern sie auf die absolute Luftfeuchtigkeit in den Interzellularen einen wesentlichen Einfluß ausübt; die Steigerung des Diffusionskoëffizienten mit zunehmender Temperatur ist ja unbeträchtlich. Voraussetzung ist, daß das Mesophyll die Interzellularen bei jeder Temperatur im Zustand der Dampfsättigung zu erhalten vermag.

Ändert sich bei gleichbleibender Temperatur des Blattes der Dampfdruck in der umgebenden Luft, so ist die Wirkung auf die Transpiration ohne weiteres klar. Steigt bei gleichbleibendem Dampfdruck in der Außenluft die Temperatur, so vergrößert sich der Sättigungsdruck im Blattinnern, und die Differenz zwischen diesem und dem außen herrschenden Druck steigt, wodurch die Diffusionsgeschwindigkeit wächst. Was wir relative Feuchtigkeit nennen, nimmt dabei in der Außenluft ab und bleibt im Blatt unverändert. Die Transpiration ist aber bei veränderlicher Temperatur keineswegs umgekehrt proportional der relativen Feuchtigkeit, weil die allein maßgebende Spannungsdifferenz zwischen dem 100%igen und etwa dem 60%igen Dampf mit der Temperatur variiert, uud zwar mit steigender Temperatur wächst.

Die Temperatur des transpirierenden Blattes fällt, wie lange bekannt, mit der Temperatur der umgebenden Luft im allgemeinen nicht zusammen. Und für der Druck des Interzellularendampfs ist natürlich die Temperatur des Blattes maßgebend. Daher rührt die außerordentliche Beschleunigung, die die Transpiration durch intensive Bestrahlung erfährt, und aus demselben Grund kann auch in dampfgesättigter Luft recht wohl Transpiration stattfinden, wenn die Temperatur des Blattes sich durch Bestrahlung oder auch nur durch Atmung über die der Umgebung erhöht[1]). Der gesättigte Dampf ist eben im wärmeren Blatt stärker gespannt und dichter als der gesättigte Dampf außerhalb.

13. Das Welken.

Fr. Darwin (1898, pag. 548) hat mit Hilfe seiner kleinen empfindlichen Hygroskope zuerst festgestellt, daß an abgeschnittenen Blättern, die man ohne Wasserzufuhr welken läßt, die Transpiration für kurze Zeit steigt, bis die Verminderung des Wasserverlustes einsetzt, die von welkenden Objekten schon lange bekannt war. Darwin setzt voraus, daß unter gleichbleibenden äußeren Bedingungen eine Änderung der Transpirationsgröße nur eintreten kann infolge einer Änderung der Spaltenweite, und schließt also aus dem Ergebnis seiner Versuche auf eine vorübergehende Öffnungsbewegung der Spaltöffnungen beim Welken. Direkt beobachtet hat er diese Bewegung nicht, und Lloyd, der danach gesucht hat (pag. 83 ff.), ist es nicht gelungen, eine solche zu finden.

---

1) Diese Verhältnisse sind schon von Wiesner (1876, pag. 529) klar erkannt. Nur die Wirkung der Atmung im Dunkeln ist nicht berücksichtigt. Trotzdem konnte Volkens noch 1887 (pag. 38, Anm. 1) schreiben: „Einige Physiologen gehen so weit, daß sie von der Möglichkeit der Transpiration im dampfgesättigten Raum sprechen. Das ist doch offenbar widersinnig.“

Lloyd hat deswegen versucht, eine andere Erklärung der nicht wegzuleugnenden Erscheinung zu geben (pag. 82). Er weist darauf hin, daß die Blattgewebe beim Welken kollabieren, und meint, durch die sich einstellende Verengerung der Interzellularräume werde Wasserdampf mechanisch ausgetrieben, was eine Beschleunigung des Gewichtsverlustes bedinge.

Um die Verhältnisse klar zu übersehen, müssen wir eine genaue Vorstellung davon haben, was wir bei der Gewichtsbestimmung mit Hilfe der Wage tun. Das Wesentlichste ist natürlich die Masse des gewogenen Objekts. Angenommen, zu dieser Masse gehöre außer den Geweben auch die von ihnen umschlossene, sehr feuchte Luft, die mit der freien Atmosphäre nur durch sehr feine Durchbohrungen der Epidermis kommuniziert. Dann macht ein Gewichtsverlust sich dann bemerkbar, wenn Wasser, das ursprünglich in tropfbar flüssiger Form in den Geweben enthalten war und hierauf als Dampf zunächst in den Interzellularen eingeschlossen blieb, das Blatt endlich durch die Stomata verläßt. Der Masse des Objekts steht gegenüber der Auftrieb, den es in der Luft erleidet. Fällt nun das Blatt beim Welken in der Weise zusammen, daß die beiden Epidermen einander näher rücken, wie Lloyd sich vorzustellen scheint, dann wird Luft aus den Interzellularen ausgestoßen, also die Masse des Blattes verringert. Zugleich verkleinert sich aber das Volumen, damit die Luftverdrängung, und die hierdurch bedingte Gewichtssteigerung entspricht ziemlich genau dem durch Verringerung der Masse verursachten Gewichtsverlust. Das Gewicht des Blattes ändert sich also nicht.

Und betrachten wir die Interzellularenluft als schon nicht mehr zur Masse des Blattes gehörig, so daß der Gewichtsverlust schon beim Übertritt des Wassers in die Interzellularen erfolgt, dann wird die Sache nicht anders. Denn hierbei ist es gleichgiltig, ob der Dampf das Blatt rascher oder langsamer verläßt.

Die Lloyd'sche Erklärung des Darwin'schen Phänomens versagt demnach. Eine ähnliche Deutung, die den Vorgang des Kollabierens anders auffaßt, scheint mir eher plausibel zu sein, soll aber hier nicht gegeben werden, weil die Tatsachen wohl noch eine sorgfältige Prüfung verlangen.

Nach der vorübergehenden Steigerung des Wasserverlustes setzt sehr bald die Verminderung der Transpiration ein, die zum Teil auf der Verengerung der Spalten, zum Teil auf der Austrocknung der Mesophyllmembranen beruht. Bei Gentiana lutea z. B. ist dieser zweite Faktor wahrscheinlich der bedeutsamere, weil die Spalten sich hier beim

Welken wenig verengern, nie ganz schließen. Bei Pflanzen, die sich ähnlich verhalten, und das ist bei vielen Hygrophyten der Fall, wird also beim Welken der Zustand sich einstellen, daß das Mesophyll weniger Dampf abgibt als durch die Spalten diffundieren kann.

14. Die Wirkung der xerophilen Ausstattung der Spaltöffnungsapparate.

Erst jetzt sind wir gerüstet, die im Eingang der Untersuchungen gewonnenen Erfahrungen über die Diffusionskapazität von komplizierteren Röhrensystemen auf das Transpirationsproblem anzuwenden. Die Einsenkung einer Spaltöffnung z. B. verringert die Diffusionskapazität. Aber das ist von entscheidender Bedeutung für den Wasserverlust des Blattes nur dann, wenn das Mesophyll so viel Dampf zu liefern vermag, als durch die nicht eingesenkte Spaltöffnung abgeführt werden könnte. Nach den Erfahrungen des Abschnitts 6 dürfen wir uns tatsächlich, wenigstens für ruhige Luft, die Beschaffenheit des Mesophylls so vorstellen, daß die durchbohrte Epidermis die Quantität der Wasserabgabe beherrscht; es steht also der Übertragung der abgeleiteten Gesetze auf das transpirierende Blatt nichts im Wege.

Für ein Blatt mit normalen Spaltöffnungen berechnet sich die Transpiration in ruhiger Luft nach der Formel

$$\frac{C}{\frac{R}{4}+\frac{l+\frac{r\pi}{2}}{n\cdot r^2\pi}}$$

Mündet nun der Porus in einen äußeren zylindrischen Vorraum von der Länge l_1 und dem Radius r_1, so ändert sich der obige Ausdruck in

$$\frac{C}{\frac{R}{4}+\frac{l+\frac{r\pi}{2}+\frac{r^2}{r_1^2}\cdot l_1}{n\cdot r^2\pi}}.$$

Ist das Blatt groß und damit $\frac{R}{4}$ groß, so kann die Steigerung des Poruswiderstandes die Transpiration nicht erheblich deprimieren. Bedeutender ist dagegen die Wirkung der Einsenkung im Wind, weil hier die Kuppe über dem Blatt nicht zur Bildung kommt. Die zu vergleichenden Werte sind hier

$$\frac{C\cdot n\cdot r^2\pi}{l+\frac{r\pi}{4}} \quad \text{und} \quad \frac{C\cdot n\cdot r^2\pi}{l+\frac{r\pi}{2}+\frac{r^2}{r_1^2}\left(l_1-\frac{r_1\pi}{4}\right)},$$

d. h. die Diffusionskapazität der ganzen Epidermis wird in derselben

Weise beeinflußt, wie die eines isolierten Porus. Ob damit wirklich die Transpiration im selben Maße verändert wird, ist eine Frage für sich.

Aus der Formel $\frac{r^2}{l+\frac{r\pi}{2}+\frac{r^2}{r_1^2}\left(l_1-\frac{r_1\pi}{4}\right)}$ ist zu ersehen, daß die Depression, die die Diffusion durch die Anbringung des Aufsatzes erleidet, um so bedeutender ist, je kleiner der Unterschied zwischen r und r_1 ist. Für die Spaltöffnungen bedeutet das, daß die Wirkung der Einsenkung bei weit geöffneter Spalte am bedeutendsten ausfällt, und daß sie in dem Maß, wie die Spaltweite sich verringert, abnimmt, um mit vollkommenem Spaltenschluß Null zu werden.

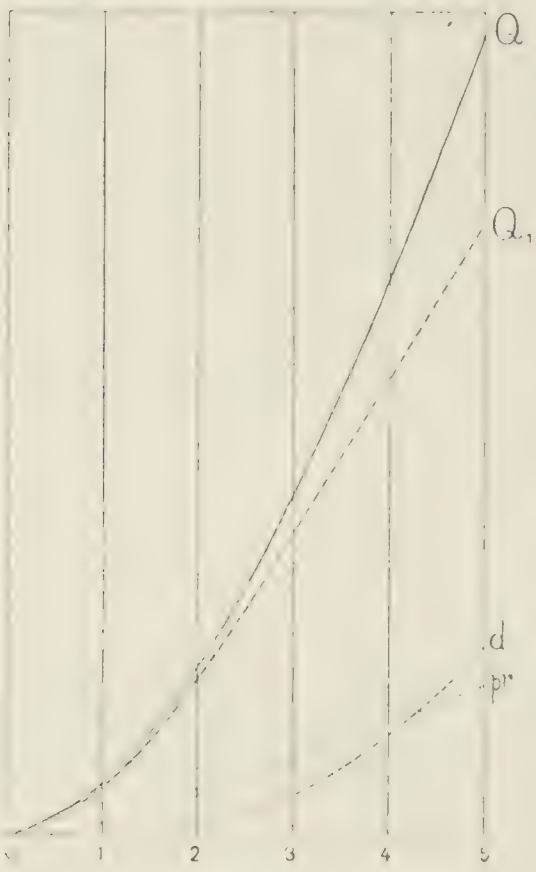


Fig. 15.

Erklärung der Fig. 15. Auf der Abszisse sind die Radien von 0—5 Längeneinheiten, auf den zugehörigen Ordinaten sind die entsprechenden Werte der Diffusionskapazitäten für die einfache Röhre abgetragen und die gefundenen Punkte durch die Kurve Q miteinander verbunden. Q_1 ist die entsprechende Kurve für die Diffusionskapazitäten der mit einer weiten Röhre kombinierten engen Röhren vom Radius 0—5; die durch die Kurve d abgeschnittenen Ordinaten stellen die absolute, die durch pr begrenzten die prozentuale Depression in Verhältniswerten dar.

Die Tabelle 15 stellt die Beziehung zwischen der Größe von r und der Ausgiebigkeit der Depression zahlenmäßig dar, die Fig. 15 gibt eine graphische Veranschaulichung, doch für andere Zahlen als die Tabelle; sie ist konstruiert für den Fall, daß das System isoliert ist und in ruhiger Luft sich befindet. r variiert zwischen 0 und + 5, die übrigen Faktoren sind konstant, und zwar ist $l = 12$, $r_1 = 16$, $l_1 = 64$.

Tabelle 15.

$l=12$, $r_1=16$, $l_1=64$	$Q=\frac{r^2}{l+\frac{r\pi}{4}}$	$Q_1=\frac{r^2}{l+\frac{r\pi}{2}+\frac{r^2}{r_1^2}\left(l_1-\frac{r_1\pi}{4}\right)}$	$Q-Q_1$	$\frac{(Q-Q_1)\,100}{Q}$ = Depression in Proz. von Q
r = 0	0	0	0	0
r = 1	0,0783	0,0726	0,0057	7,2
r = 2	0,295	0,251	0,044	15
r = 3	0,641	0,483	0,158	24,2
r = 4	1.056	0,745	0,311	29,5
r = 5	1,568	1,006	0,562	36

Gehen wir etwa vom Zustand des nächtlichen Spaltenschlusses aus, so sind, wenn $r = 0$ ist, auch Q, die Diffusionskapazität der einfachen, und Q_1, die der eingesenkten Spaltöffnung, gleich Null. Bei der Öffnungsbewegung der Spalte, also bei dem Größerwerden von r, steigen Q und Q_1 zunächst fast mit gleicher Schnelligkeit an, aber allmählich bleibt Q_1 immer mehr hinter Q zurück, und zwar wird die Differenz zwischen Q und Q_1, also die Depression der Diffusionskapazität durch die Einsenkung, nicht nur absolut, sondern auch prozentual größer. Doch steigt die absolute Depression rascher an als die prozentuale.

Mit Hilfe der gewonnenen Formeln soll nun versucht werden, für einige wenige Fälle von eingesenkten Spaltöffnungen die Depression zu berechnen, die die Diffusionskapazität durch die Einsenkung erleidet gegenüber einer im Niveau der Blattoberfläche liegenden, aber sonst gleich beschaffenen Spaltöffnung, und ebenso soll zahlenmäßig festgestellt werden, wie die Cuticularisierung der Atemhöhlen bei den Restionaceen die Transpiration beeinflußt. Für beide Fälle ist dabei angenommen, daß der Wind über die Blattoberfläche weggleitet, ohne die Luft innerhalb der Spaltöffnungsapparate in Bewegung zu versetzen.

Die Spaltöffnungsapparate wurden nach Quer- und Flächenschnitten der betreffenden Blätter bei starker Vergrößerung (Obj. Zeiß F oder Leitz 8 oder 7 und Ok. Leitz 4) mit dem Zeichenprisma gezeichnet und die für die Berechnung nötigen Maße von der Zeichnung mit dem Millimetermaßstab abgenommen. Kanäle mit kompliziert gekrümmten Wänden wurden auf der Zeichnung in annähernd geradwandige Abschnitte zerlegt, so daß das ganze System von Abschnitten der eigentlichen Kanalform möglichst nahe kam; willkürliche kleine Korrekturen, die aber sicher das Resultat ganz unwesentlich beeinflussen, ließen sich dabei natürlich nie vermeiden. Doch war es nur so möglich Räume zu erhalten, deren Wirkung auf die Diffusion sich mit den gegebenen Mitteln berechnen läßt, d. h. Räume von der Form des Zylinders oder des Kegelstumpfs. Elliptische und rechteckige Querschnittsflächen wurden wie Kreise von gleicher Fläche behandelt. Die Zahlen bedeuten Millimeter in den Zeichnungen, die bei der Reproduktion auf $^1/_2$ verkleinert wurden.

1. Agave americana L. (Fig. 16).

Porus: Breite der Ellipse 6, Länge der Ellipse 19, Radius des flächengleichen Kreises $r = 5{,}34$. Länge des Poruskanals $l = 18$.

Der Vorraum für die Berechnung stark vereinfacht, die Längsschnitte als Trapeze, die Querschnitte als Rechtecke angenommen, die Länge als das Mittel zwischen den beiden ungleichen Längsschnitten

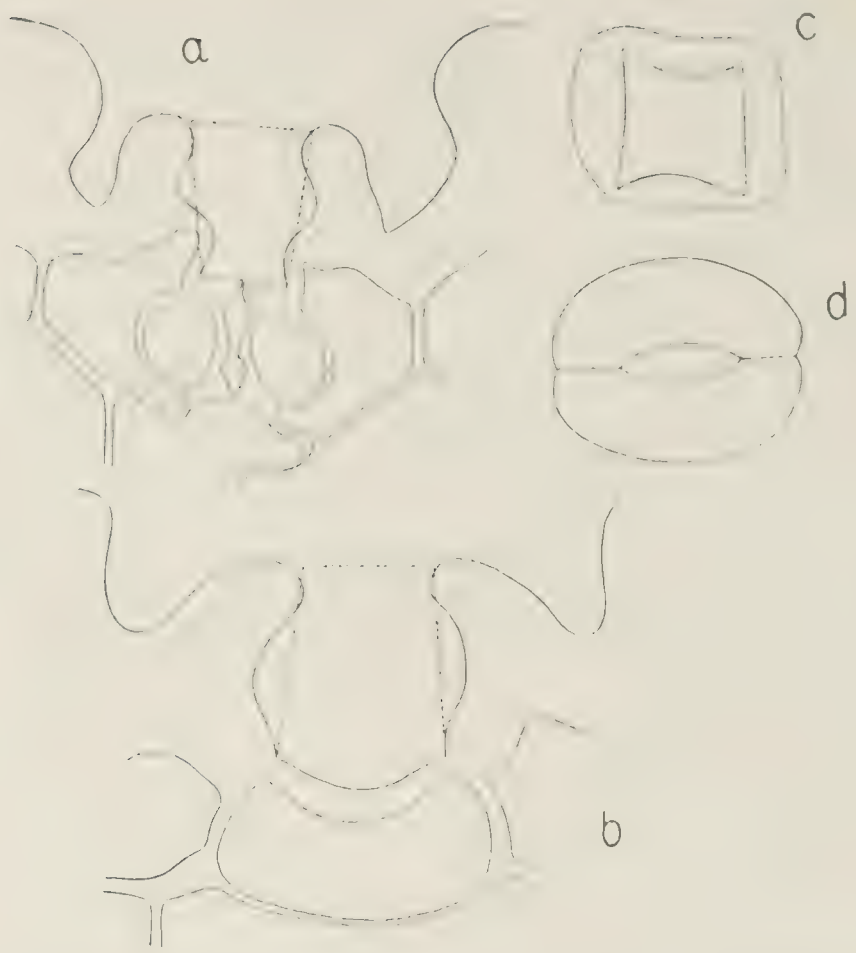


Fig. 16. Agave americana. *a* Quer-, *b* Längsschnitt, *c* äußere Atemhöhle von oben, *d* Schließzellen von der Fläche. Durch gestrichelte Linien sind, wie in den folgenden Figuren, die Formen angedeutet, die der Berechnung zugrunde gelegt sind.

(die zu den Schließzellen parallelen Nebenzellen sind niedriger als die quer anschließenden). Untere Rechteckfläche 14 breit, 22 lang, Radius des flächengleichen Kreises $R = 10$. Obere Rechteckfläche 19 breit, 21 lang, Radius des flächengleichen Kreises $R_1 = 11$. Länge des Vorraums 24 bezw. 35, Mittel $L = 30$.

Wirksame Länge des Porus:

$$l + \frac{r\pi}{4} = 22{,}19.$$

Wirksame Länge des ganzen Apparates:

$$l + \frac{r\pi}{2} + \frac{r^2}{R \cdot R_1}(L - \sqrt{R \cdot R_1}) = 32{,}08.$$

Berechnete Depression: 31 %.

2. Hakea suaveolens R. Br. (Fig. 17).

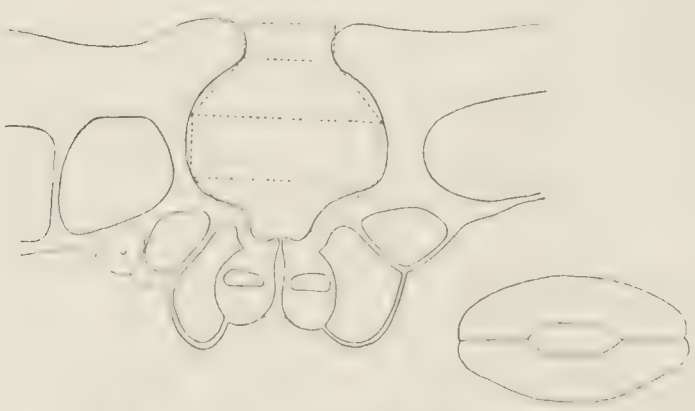


Fig. 17. Hakea suaveolens. Querschnitt und Flächenansicht.

Porus: Breite der Elipse 5, Länge 15, Radius des flächengleichen Kreises $r = 4{,}33$. Länge des Porus $l = 13$.

Erster Abschnitt des Vorraums annähernd ein Kegelstumpf. Die untere Grundfläche elliptisch, Breite 8, Länge 30, Radius des flächengleichen Kreises $R = 7{,}75$. Obere Grundfläche ein Kreis, Radius $R_1 = 15$. Länge $L = 9$.

Zweiter Abschnitt ein Zylinder. Radius $R_1 = 15$. Länge $L_1 = 9{,}5$.

Dritter Abschnitt ein Kegelstumpf. Die Radien der Grundflächen $R_1 = 15$ und $R_2 = 7$. Länge $L_2 = 9$.

Vierter Abschnitt ein Zylinder. Radius $R_2 = 7$, Länge $L_3 = 6$.

Wirksame Länge des Porus: $1+\frac{r\pi}{4}=16{,}4.$

Wirksame Länge des ganzen Apparates:

$$1+\frac{r\pi}{2}+\frac{r^2}{R\cdot R_1}\cdot L+\frac{r^2}{{R_1}^2}\cdot L_1+\frac{r^2}{R_1\cdot R_2}\cdot L_2+\frac{r^2}{{R_2}^2}\cdot L_3=25{,}9.$$

Berechnete Depression: 37 %.

3. Hakea leucoptera R. Br. (Fig. 18).

Der lange, gekrümmte Kanalabschnitt[1]) ist berechnet als ein Kegelstumpf von gleichen Grundflächen und gleicher Länge, die Erweiterung am oberen Ende ist vernachlässigt, zur Kompensation ebenso eine Verengerung unmittelbar über den Schließzellen. Die Grundflächen sind Ellipsen (vgl. das Flächenbild). Bei dem kurzen, engen Endstück ist die untere Grundfläche eine Ellipse, sie ist aber kleiner angenommen, als Kreis, und dafür die Weite des Stücks im äußersten Teil übertrieben. Die Formen des Vorraums variieren übrigens von einer Spaltöffnung zur anderen in allen Teilen außerordentlich, die äußere Mündung z. B. kann viel weiter und viel enger sein als in dem herausgegriffenen, ungefähr das Mittel darstellenden Fall.

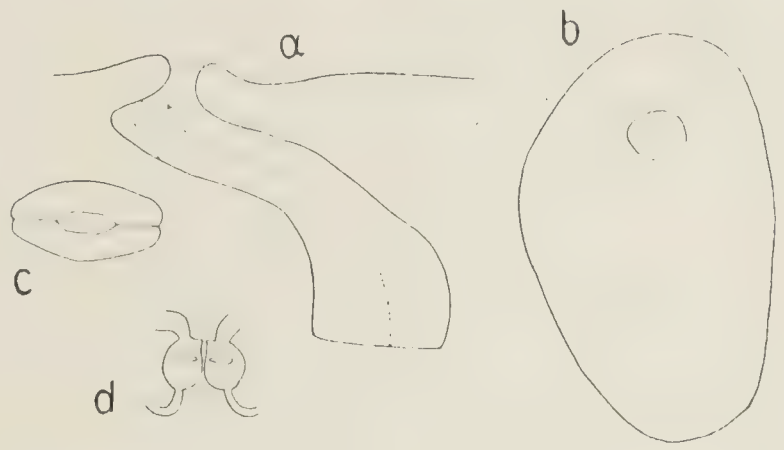


Fig. 18. *a* Längsschnitt der äußeren Atemhöhle, *b* dieselbe in Flächenansicht, *c* und *d* Schließzellen.

Porus: Breite der Ellipse 3, Länge 9, Radius des flächengleichen Kreises $r=2{,}6$. Länge des Porus $l=7$.

Gekrümmter Hauptabschnitt des Vorraums, als Kegelstumpf berechnet. Untere Grundfläche elliptisch, Breite 21, Länge 40, Radius des flächengleichen Kreises $R=14{,}5$. Obere Grundfläche elliptisch, Breite 10, Länge 30, Radius $R_1=8{,}66$. Länge des Abschnitts $L=56$.

Enger Endabschnitt ein Kegelstumpf. Radien der Grundflächen $R_2=5$ und $R_3=3$, Länge $L_1=7$.

$$\lambda=1+\frac{r\pi}{4}=9.$$

$$\lambda_1=1+\frac{r\pi}{2}+\frac{r^2}{R\cdot R_1}\left(L-\frac{r\pi}{4}\sqrt{R\cdot R_1}\right)+\frac{r^2}{R_2\cdot R_3}\cdot L_1=16{,}7.$$

Berechnete Depression: 46 %.

1) Die äußeren Atemhöhlen durchbohren die Epidermis nicht gerade, sondern schief. Eine ausführliche Darstellung des Epidermisbaues bei Hakea wird an anderer Stelle gegeben.

4. Dasylirion acrotrichum Zucc. (Fig. 19).

Der sehr enge Vorraum erscheint auf einem medianen Längsschnitt durch Wucherungen der Wände vollkommen geschlossen. Das Flächenbild zeigt aber, daß an den schmalen Seiten des etwa rechteckig prismatischen Kanals noch enge Durchlaßstellen offen gelassen sind. (Haberlandt, pag. 408, Fig. 165, und Porsch, Taf. IV, Fig. 7, haben nach ihren Abbildungen Material vor sich gehabt, bei dem die Wucherungen sich auch in der Mitte der Breitseiten nicht treffen; dasselbe habe ich bei Dasylirion serratifolium beobachtet.) Die Wucherungen treffen sich selten genau in der Mitte des Kanals mit gerader Fläche. Meistens sind sie auf beiden Seiten etwas schief, manchmal sogar sehr stark verschoben. Der freie Teil der Querschnittsfläche wurde für ein häufig vorkommendes Verhältnis durch Wägung als ein Drittel der ganzen Fläche bestimmt.

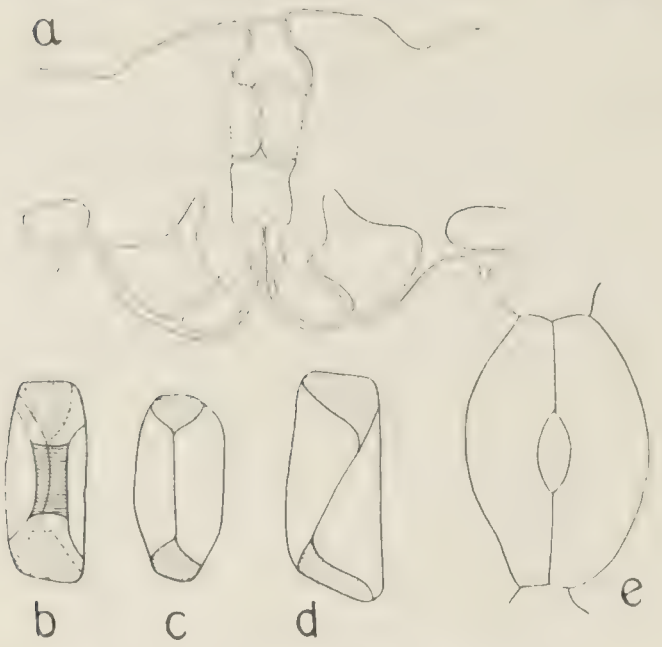


Fig. 19. Dasylirion acrotrichum. *a* Querschnitt; *b—d* äußere Atemhöhle von der Fläche; die nicht verstopften Teile mit gestrichelten Linien schraffiert, in *b* der äußere Eingang mit ausgezogenen Linien schraffiert; *e* Schließzellen.

Der Querschnitt des Vorraums ist überall als rechteckig angenommen, die geringe Schiefheit der beiden unteren Abschnitte vernachlässigt, der äußere Abschnitt zu einem Pyramidenstumpf korrigiert.

Porus: Ellipse 5 zu 13, Radius des flächengleichen Kreises $r = 4$. Länge des Porus $l = 15$.

Erster Abschnitt des Vorraums. Rechteckfläche 10 breit, 32 lang, Radius $R = 10{,}1$. Länge $L = 10$.

Zweiter, teilweise verstopfter Abschnitt. Rechteckfläche 12 breit, 32 lang, Fläche 384, davon frei nur der dritte Teil, 128. Radius des flächengleichen Kreises $R_1 = 6{,}38$. Länge $L_1 = 11$.

Äußerer Abschnitt. Untere Rechteckfläche 12 breit, 32 lang, Radius des entsprechenden Kreises $R_2 = 11$. Obere Rechteckfläche 5 breit, 11 lang, Radius des Kreises $R_3 = 4{,}18$. Länge $L_2 = 10$.

$$\lambda = 1 + \frac{r\pi}{4} = 18{,}17.$$

$$\lambda_1 = 1 + \frac{r\pi}{2} + \frac{r^2}{R_2}\left(L - \frac{R\pi}{2}\right) + \frac{r^2}{R_1{}^2}\left(L_1 + \frac{R_1\pi}{2}\right) + \frac{r^2}{R_2 \cdot R_3} \cdot L_2 = 32{,}4.$$

Berechnete Depression: 42 %.

5. Nerium oleander L. (Fig. 20).

Die Spaltöffnungen liegen zu mehreren auf dem Grund tiefer Krypten. Die Krypten verengern sich nach außen, bei kreisförmigem Querschnitt ist der Raum also ein Kegelstumpf. Die Berechnung erfolgt nach dem pag. 473 gegebenen Schema. Die Krypten sind mit Haaren verstopft, was die Transpiration noch weiter herabdrücken muß.

Porus: Breite der Ellipse 4, Länge 10, Radius des flächengleichen Kreises $r = 3{,}16$. Länge $l = 8$.

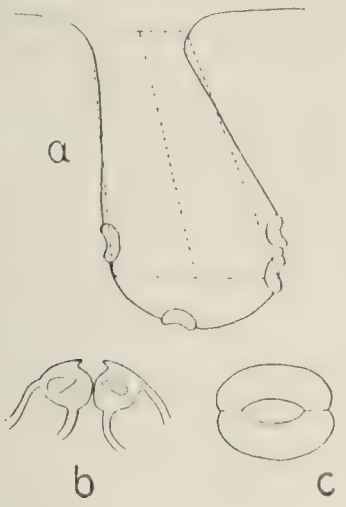


Fig. 20. Nerium oleander. *a* eine Krypte im Längsschnitt, die Schließzellen im Grund der Länge nach getroffen; *b* und *c* Schließzellen bei viel stärkerer Vergrößerung.

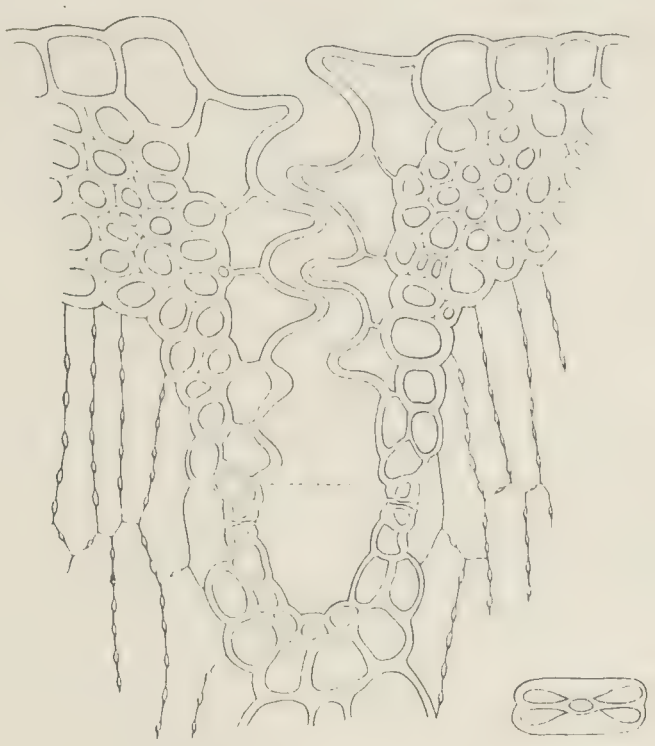


Fig. 21. Ecdeicolea monostachya. Querschnitt durch eine Stengelrinne und Schließzellen von der Fläche.

Die Zahl der Spalten in der Krypte bei der für die Zeichnung ausgewählten Größe des Querschnitts (die Krypten sind nämlich sehr ungleich groß) ist $n = 25$.

Krypte: Radien der Grundflächen $R = 44$ und $R_1 = 20$, Länge $L = 119$.

$$\lambda = 1 + \frac{r\pi}{4} = 10{,}48.$$

$$\lambda_1 = 1 + \frac{r\pi}{2} + \frac{n\,r^2}{R \cdot R_1} \cdot L = 47{,}46.$$

Berechnete Depression: 77,6 %.

6. Ecdeicolea monostachya F. M. Restionacee aus Westaustralien, Pritzel n. 611. (Fig. 21).

Die Spaltöffnungen sind an der assimilierenden Sproßachse auf dem Grund tiefer enger Längsrinnen untergebracht. An der Mündung der Rinnen verzahnen sich die papillenartig vorgewölbten Zellen der genäherten Epidermen, so daß der Rinneneingang sehr eng wird.

Porus: Breite der Ellipse 1,8, Länge 4, Radius des flächengleichen Kreises $r = 1{,}34$. Länge des Porus $l = 5$.

Unterer weiterer Abschnitt der Rinne: Die Spaltöffnungen liegen in zwei Reihen nebeneinander, und der Länge nach so weit voneinander entfernt, daß auf 25 mm Rinnenlänge in der Zeichnung eine Spaltöffnung kommt. Die Breite des Abschnitts ist 18, auf eine Spalte trifft also eine Recheckfläche, die 25 lang und 9 breit ist; Radius des flächengleichen Kreises $R = 8{,}46$. Länge (Höhe) des Abschnitts von den Stomata an gerechnet $L = 15$.

Oberer verengter Teil: Durchschnittliche Breite 6, auf eine Spalte kommt also eine Rechteckfläche, die 25 lang und 3 breit ist; Radius des flächengleichen Kreises $R_1 = 4{,}89$. Höhe des Abschnittes 50.

$$\lambda = 1 + \frac{r\pi}{4} = 6{,}05.$$

$$\lambda_1 = 1 + \frac{r\pi}{2} + \frac{r^2}{R^2} \cdot L + \frac{r^2}{R_1{}^2} \cdot L_1 = 11{,}28.$$

Berechnete Depression: 46 %.

7. Elegia sp. Restionacee vom Kap, Ecklon n. 837. (Fig. 22).

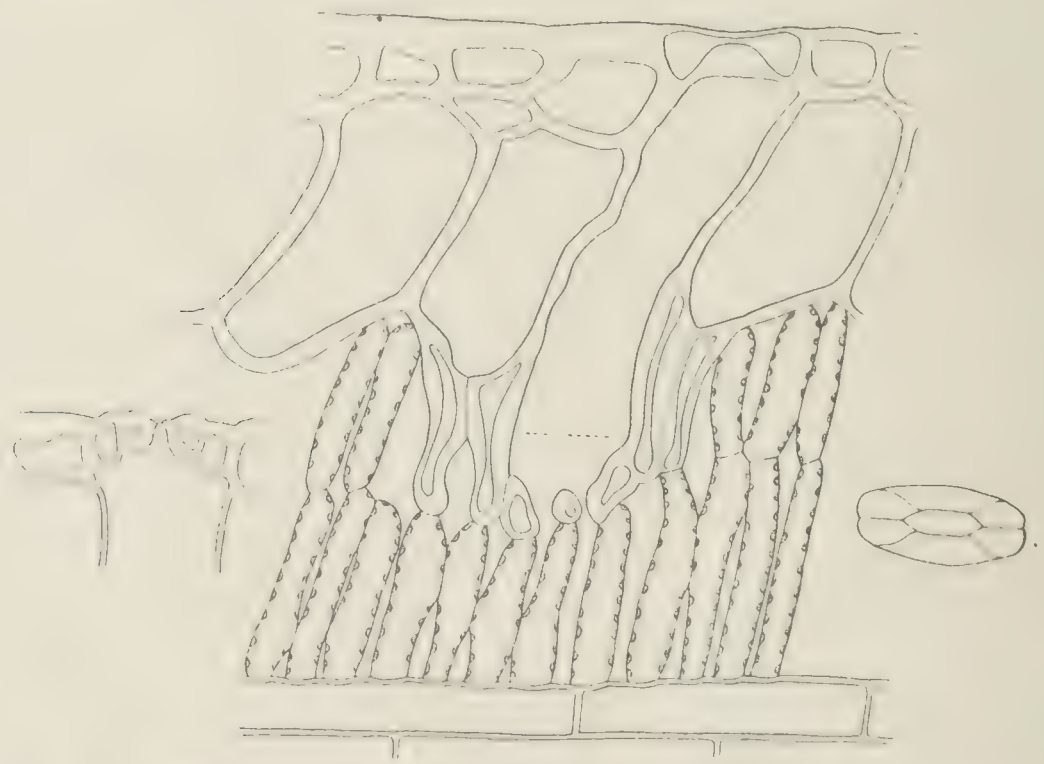


Fig. 22. Elegia sp. Längsschnitt durch die äußere Partie der assimilierenden Sproßachse, Palisaden und Schutzzellen schief zur Oberfläche gestellt. Links und rechts Spaltöffnungen quer und von der Fläche.

Die Atemhöhle ist von typischen „Schutzzellen“ mit cuticularisierten Wänden ausgekleidet. Für die Berechnung ist angenommen, daß die Schutzzellen nicht transpirieren. Dann ist die Luft der Atemhöhle nur auf dem Grund mit Dampf gesättigt, dort wo die Schutz-

zellen auseinandertreten. Die Länge der Atemhöhle ist also von der gestrichelten Linie der Zeichnung an nach außen zu rechnen.

Palisaden- und Hypodermzellen stehen nicht senkrecht zur Stengeloberfläche, sondern sind schief nach oben, gegen die Sproßspitze zu, orientiert. Von derartigen Lagebeziehungen wird an anderer Stelle, im Zusammenhang mit der Epidermis von Hakea, die Rede sein.

Porus: Breite der Ellipse 4, Länge 12, Radius des Kreises $r = 3{,}46$, Länge des Porus $l = 5$.

Atemhöhle: Der Querschnitt ist ein Quadrat von der Seitenlänge 16; Radius des entsprechenden Kreises $R = 9$. Länge $L = 63$.

$$\lambda = 1 + \frac{r\pi}{4} = 7{,}72.$$

$$\lambda_1 = 1 + \frac{r\pi}{4} + \frac{r^2}{R^2}\left(L - \frac{R\pi}{4}\right) = 16{,}42.$$

Berechnete Depression: 53 %.

8. Hypodiscus striatus Mast. Restionacee vom Kap, gesammelt von Krauß. (Fig. 23, 24).

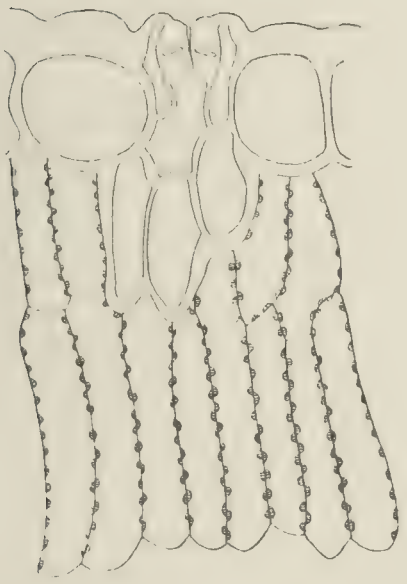


Fig. 23. Hypodiscus striatus. Querschnitt.

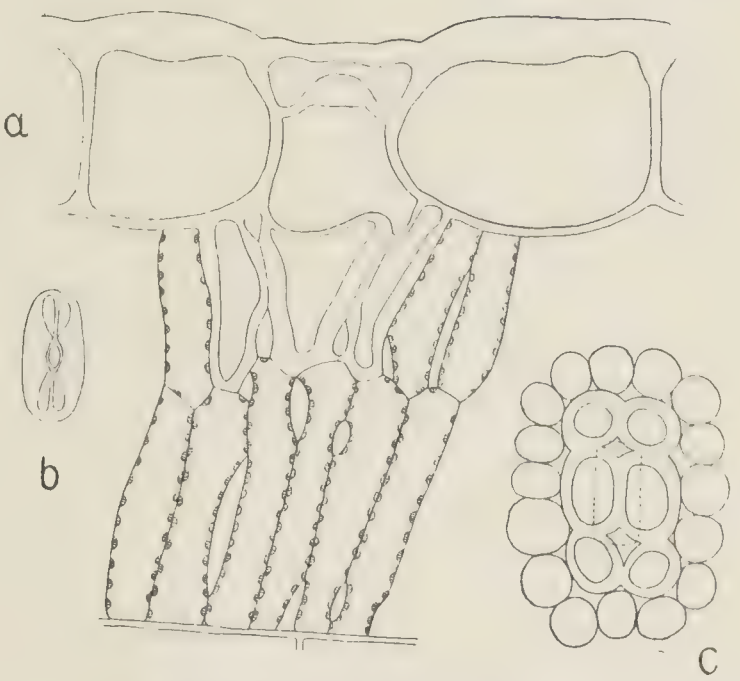


Fig. 24. Hypodiscus striatus. *a* radialer Längsschnitt; *b* Schließzellen von der Fläche; *c* tangentialer Längsschnitt auf der Höhe der Schutzzellen, der Umriß der Atemhöhle gestrichelt eingetragen.

Wie Gilg zuerst beobachtet hat, erfährt hier die Ausbildung der Schutzzellen gegenüber dem häufigeren, durch Elegia repäsentierten Typus eine Modifikation. Die dickwandigen farblosen Palisadenzellen, die unter einer Spaltöffnung liegen, beteiligen sich nämlich nicht wie bei Elegia an der Bildung der Atemhöhle, sondern lassen Interzellularen von normaler Weite, d. h. in Form enger Kanäle, zwischen sich, die zudem gekrümmt verlaufen, so daß sie auf Längsschnitten durch den

Stengel nie in ihrer ganzen Ausdehnung getroffen werden (Fig. 24a). Der Dampf, den die dünnwandigen assimilierenden Palisadenzellen abgeben, muß also die engen Kanäle zwischen den Schutzzellen passieren, bevor er in die Atemhöhle gelangt. Die Atemhöhle ist durchweg von cuticularisierten Wänden eingefaßt, ob die Cuticula bis zum inneren Ende der Schutzzellen herunterläuft, war nicht sicher festzustellen; es soll aber angenommen werden, daß die Schutzzellen nicht transpirieren. Flächenschnitte (Fig. 24c) zeigen, daß die Atemhöhle nach innen regelmäßig durch 2—3 breite Palisadenzellen abgeschlossen ist (vgl. auch den Längsschnitt Fig. 24a, der ebenfalls diese Verbreiterung der mittleren Schutzzellen erkennen läßt); an den Schmalseiten der Atemhöhle mündet je ein Interzellulargang. Es addiert sich also zum Widerstand des Porus der Spaltöffnung der der Atemhöhle und zudem noch der der beiden Kanäle zwischen den Schutzzellen.

Die Palisaden sind radial-schief orientiert. Vgl. bei Elegia.

Porus: Breite der Ellipse 1,8, Länge 4, Radius des flächengleichen Kreises $r = 1{,}34$. Länge des Porus $l = 9$.

Erster Abschnitt der Atemhöhle: Querschnitt rechteckig, Seiten 5 und 16 lang, Radius des Kreises $R = 5$. Länge des Abschnitts $L = 7$.

Zweiter Abschnitt der Atemhöhle: Querschnitt rechteckig, Seiten 7 und 16 lang, Radius des Kreises $R_1 = 6$. Länge des Abschnitts $L_1 = 7$.

Kanäle zwischen den Schutzzellen: Summe der Querschnitte gleich dem 6. Teil der Grundfläche der Atemhöhle, Radius $R_2 = 2{,}5$. Länge der Kanäle $L_2 = 18$. Kuppen sollen über und unter den Mündungen der Kanäle nicht gerechnet werden.

$$\lambda = 1 + \frac{r\pi}{4} = 10.$$

$$\lambda_1 = 1 + \frac{r\pi}{4} + \frac{r^2}{R_2}\left(L - \frac{R\pi}{4}\right) + \frac{r^2}{{R_1}^2} \cdot L_1 + \frac{r^2}{{R_2}^2} \cdot L_2 = 16{,}3.$$

Berechnete Depression: 39 %.

Bei den Berechnungen ist die Annahme gemacht, daß die Luft in den äußeren Atemhöhlen auch bei Wind vollkommen ruhig bleibt, was jedenfalls für die äußersten Partien der Kanäle gar nicht wahrscheinlich ist. Weiter sind die angenommenen Spaltweiten Maximalwerte, die nur ausnahmsweise gefunden wurden, soweit es sich um lebend zugängliche Pflanzen handelt. Bei Objekten, die nur als Herbarmaterial zur Verfügung standen, wurde die Spaltweite willkürlich, und zwar sicher nie zu klein, festgesetzt. Endlich geben die Berechnungen

die Verhältniswerte nur für Wind. Die Endresultate stellen also jedenfalls Maximalwerte für die Depression der Transpiration dar, die vielleicht nie erreicht werden, weil nie alle Spalten gleich weit geöffnet sind und weil das Mesophyll vielleicht nicht so viel Dampf abgeben kann, daß auch im Wind unter der nichteingesenkten Spaltöffnung die Luft dampfgesättigt erhalten werden könnte. Unterhalb dieser Maxima ist jede Größe der Depression bis zu O möglich, je nach der Spaltweite und dem Bewegungszustand der Luft.

Die für die Berechnung ausgewählten Beispiele eingesenkter Spaltöffnungen stellen zum größten Teil ziemlich extreme Fälle dar. Gewöhnlich sind die äußeren Atemhöhlen weniger tief und eng, die Ersparnis an Wasser, die sich infolge der Einsenkung der Stomata einstellt, dürfte also im allgemeinen 30% nicht übersteigen.

Wie die Berechnung für Nerium zeigt, ist die Depression der Transpiration sehr bedeutend, wenn Gruppen von Spaltöffnungen anstelle einzelner Stomata in Gruben untergebracht sind. Die Tiefe solcher Gruben pflegt sehr beträchtlich zu sein, und infolge der Häufung der Spaltöffnungen auf dem Grund der Grube trifft nur ein schmaler Teil des Grubenraums auf eine Spalte. Derselbe Erfolg wird natürlich erreicht, wenn die Spaltöffnungen wie bei Ecdeicolea in langhin zusammenhängenden engen Rinnen verborgen liegen; der Widerstand dieser Rinne bei Ecdeicolea ist sehr bedeutend, er kommt aber bei der Kleinheit der Spalten verhältnismäßig wenig zur Geltung. Die Wirkung des Rollblatts entspricht natürlich ganz der Bildung solcher Rinnen.

Wenn die Atemhöhle oder sogar noch Interzellularen des tiefer gelegenen Mesophylls den Widerstand des Spaltöffnungsapparats vergrößern helfen, wie bei Elegia und Hypodiscus, so ist die Wirkung geringer als die eines entsprechend geformten äußeren Vorraums, weil nur die letztere Einrichtung die Bildung der Kuppe über der Spaltöffnung im Wind gestattet.

Ganz ähnlich wie die Einsenkung einzelner Spaltöffnungen muß die Bedeckung der Spaltöffnungen führenden Epidermis mit einem Kleid von toten, lufterfüllten Haaren wirken; aber auch die cuticulare Transpiration wird durch solche Haare vermindert werden. Abgesehen von dem Schutz gegen Strahlung, den solche Haare gewähren, und der mittelbar wieder die Transpiration beeinflußt, erleidet die Diffusion des Wasserdampfs in den engen Räumen zwischen den Haaren eine Hemmung, die besonders bei Wind beträchtlich ausfallen kann. Auf theoretischem Weg den Effekt zahlenmäßig zu ermitteln, ist wohl so gut wie unmöglich.

Durch Papillen, die sich um die Spaltöffnungen gruppieren, wird natürlich, wenn auch in unvollkommener Weise, derselbe Erfolg hervorgerufen wie durch die Emporwölbung eines zusammenhängenden Ringwalls. Bei vielen Cyperaceen und Gramineen sind es z. B. zwei Paare von Nebenzellen, die von den Schmal- und von den Langseiten der Spaltöffnungen her papillenförmige, über der Spalte zusammenstoßende Fortsätze treiben. Diese Papillen sind gewöhnlich dickwandig und stark cuticularisiert, werden also selber wenig transpirieren.

Um die Wirkung solcher Papillen experimentell zu studieren, werden auf den durchbohrten Blechdeckel eines Glaszylinders (vgl. pag. 475) zwei Paar „Papillen“ aus Plastilin aufgesetzt, die mit den Spitzen zusammenstießen, aber zwischen ihren unteren Teilen ziemlich weite Lücken ließen. Die Diffusion von Wasserdampf wurde durch diese „Papillen“ in ruhiger Luft um 26 % vermindert.

Damit, daß durch den äußeren Kanal das Minimum des Dampfdrucks vom Außenende des Spaltöffnungsporus abgedrängt, also das Diffusionsgefälle vermindert wird, ist die Wirkung der Einsenkung auf den Spaltöffnungsapparat noch nicht erschöpft. Denn neben dieser direkten Wirkung ist noch, worauf Volkens (pag. 49) allein hingewiesen hat, der Umstand ins Auge zu fassen, daß die Schließzellen infolge der Einsenkung auch mit ihrer Außenwand an verhältnismäßig feuchte Luft grenzen. Es ist bekannt, daß die cuticulare Transpiration oft neben der stomataren eine keineswegs verschwindende Rolle spielt, und ein einfaches Experiment, die Darbietung einer Farbstofflösung an die Schnittfläche eines transpirierenden Pflanzenteils, zeigt durch die Anhäufung des Farbstoffes in den Schließzellen deutlich, daß die cuticulare Transpiration in diesen Zellen größer ist, als in den übrigen Epidermiszellen. Das rührt einmal von dem Umstand her, daß die Schließzellen nicht nur an der Außenwand von der austrocknenden Atmosphäre umspült sind, wie die gewöhnlichen Zellen der Epidermis, sondern auch an einem großen Teil der Seitenwand, wenn die Spalte geöffnet ist. Die Luft innerhalb des Porus ist allerdings noch ziemlich feucht, aber doch nicht dampfgesättigt, die Membranen, die den Porus begrenzen, werden also Wasser abgeben können. Zum zweiten sind die Schließzellen ganz allgemein mit dünneren und schwächer cuticularisierten Wänden versehen, als die Epidermis sonst, auch auf der Außenseite. Und gerade bei Xerophyten ist die verhältnismäßige Dünnheit der Schließzellenmembranen, die für die Beweglichkeit der Schließzellen notwendig ist, sehr auffallend. Kommen nun die Schließzellen in einen feuchten Raum zu liegen, wie es der Kanal der eingesenkten Spalt-

öffnung ist, so wird ihre eigene (cuticulare) Transpiration vermindert sein.

Und auf einem Umweg kann nun die Beeinflussung der Schließzellen wieder auf die stomatare Transpiration zurückwirken. Wenn es Pflanzen gibt, die in trockener Luft, als vorbeugende Maßregel, Spaltenschluß eintreten lassen, noch bevor das Mesophyll an Wassermangel zu leiden beginnt [1]), so wird die Einsenkung der Spaltöffnungen die Wirkung trockener Luft abschwächen und die Reaktion verzögern. Ein solches Blatt wird also noch transpirieren und, was wichtiger ist, noch assimilieren, während ein anderes diese Funktionen schon eingestellt hat. Dabei darf nicht übersehen werden, daß diese Wirkung der Einsenkung auf die Physiologie des Transpirationsvorgangs, d. h. auf das Spiel der Schließzellen, und die früher behandelte unmittelbare Wirkung auf die Physik der Dampfabgabe einander entgegenarbeiten.

Eine xerophile Anpassung braucht die Einsenkung der Stomata nicht immer darzustellen. Bei hoher dickwandiger Epidermis ist sie vielmehr nichts als eine notwendige Konsequenz dieser primären xerophilen Charaktere. Die Größe der Schließzellen bewegt sich zwischen viel engeren Grenzen als die Größe der Epidermiszellen, wahrscheinlich weil die Spaltöffnungen bei sehr bedeutender Größe der Schließzellen schlecht funktionieren könnten. Und wo nun die Epidermiszellen bedeutend höher sind als die Schließzellen und zudem dicke Außenwände besitzen, können die Schließzellen, falls sie ernährt werden und am Leben bleiben sollen, nirgendwo anders angebracht sein als im unteren Teil der hohen Epidermismembranen.

Wo eine starke Verdickung der Außenwände der Epidermis fehlt, besteht dieser Zwang nicht. Wenn trotzdem die Schließzellen ziemlich allgemein nahe der inneren Grenze der Epidermiszellen inseriert zu finden sind, so kann das Ursachen haben, die mit einer xerophilen (oder anderweitigen, vgl. Keller) Anpassung nichts zu tun haben müssen. Went (1907, pag. 262) teilt z. B. mit, daß die Spaltöffnungen auf der Innenseite der Karpelle von Papaver somniferum tief eingesenkt sind (Fig. 25). Was Went sich dazu denkt, sagt der Titel

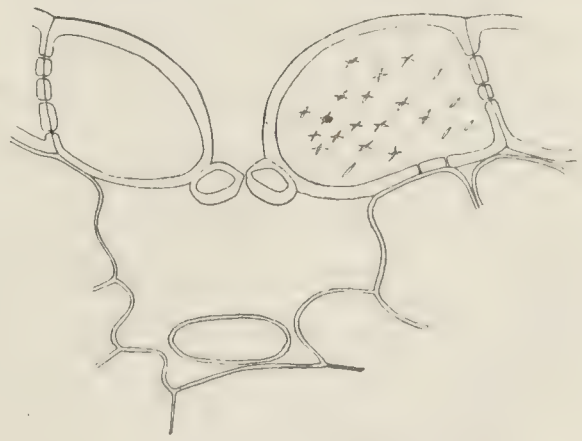


Fig. 25. Papaver somniferum. Querschnitt durch eine Spaltöffnung von der Innenseite der reifen Kapsel.

1) Lloyd (1908) bestreitet das.

des Aufsatzes: Über Zwecklosigkeit in der lebenden Natur. Und eine ökologische Bedeutung dieser Eigentümlichkeit wird tatsächlich die kühnste Phantasie nicht ausspintisieren können. Aber die Höhe der Schließzellen ist viel kleiner als die der übrigen Epidermis, es kann also im besten Fall eine tangentiale Wand im Niveau der entsprechenden Epidermiswand liegen; und warum soll das nicht die innere sein.

Ähnlich sind nach Keller (1897, pag. 105) an den submersen Blättern von Mentha aquatica die Stomata doppelt so tief eingesenkt wie an den Luftblättern. Wir werden wohl Detto (1904, pag. 170) Recht geben, der die Erscheinung als von der Differenz der Epidermishöhe abhängig betrachtet.

In den beiden genannten Fällen sind die Spaltöffnungen wohl funktionslos. Wo das nicht der Fall ist, also an Oberflächen, die mit der Luft in Berührung kommen, muß die Einsenkung der Stomata die bekannte Wirkung auf die Dampfabgabe ausüben. Voraussetzung ist dabei immer, daß die Luft in den äußeren Atemhöhlen ruhig bleibt. Bei äußeren Atemhöhlen, die im Verhältnis zu ihrer Weite wenig tief sind, wird diese Bedingung kaum erfüllt sein. Aber von welchen Proportionen an die abgeleiteten Regeln ungefähr Geltung haben, dafür fehlt jede Erfahrung.

15. Spaltöffnungen und Photosynthese.

Es ist seit lange bekannt, daß der Vorgang der Photosynthese bzw. die Aufnahme von Kohlensäure in die assimilierenden Gewebe viel strenger an das Vorhandensein offener Spalten gebunden ist, als die Transpiration. Wasserdampf kann ja in bedeutenden Mengen durch die Cuticula entweichen, während der Partialdruck der Kohlensäure in der Luft viel zu niedrig ist, um nennenswerte Quantitäten von CO_2 durch die schwach imbibierte Cuticula zu pressen.

Die Bewegung der Assimilationskohlensäure ist der des Wasserdampfs entgegengesetzt gerichtet. In der Atmosphäre hat die Kohlensäure eine konstante Dichtigkeit, in den grünen Geweben wird sie verdünnt und zuletzt vielleicht ganz absorbiert. Infolge der Druckdifferenz zwischen Außen- und Innenatmosphäre stellt sich ein kontinuierlicher Diffusionsstrom her, der nun aber durch die Spaltweite nicht im selben Grade beeinflußt werden kann wie die Transpiration. Das Druckminimum der CO_2 liegt tief im Blattinnern, von dem Röhrensystem, durch das die Kohlensäure diffundiert, ist der Porus der Spaltöffnung nur ein kurzes Stück, Veränderungen in der Weite dieses Stückes werden also keinen großen Effekt haben. Beim Wasserdampf ist der

Spannungsabfall, wie wir annehmen zu dürfen glauben, ein anderer; im ganzen Interzellularsystem herrscht wohl ziemlich gleichmäßiger Dampfdruck, und dieser Druck, der des gesättigten Dampfes, wird schon auf dem Grund der Atemhöhle erreicht.

In diesem Sinn ist die Angabe von Brown und Escombe wohl zu modifizieren, die sich dahin aussprechen, daß „the intake of carbon dioxide during assimilation must vary directly with the linear dimensions of the openings (1905, pag. 65). In der ersten grundlegenden Arbeit (1900) hatten die englischen Autoren angenommen, die Stomata von Helianthus annuus könnten sich bis auf $^1/_{15}$ oder $^1/_{10}$ der Maximalweite verengern, ohne daß die Assimilation unter das Maximum sinke (pag. 278, Anm.). Hier ist also die Wirksamkeit der Spaltweite gar zu gering veranschlagt, wie sie 1905 zu hoch eingeschätzt wird.

Die Einsenkung der Spaltöffnungen unter das Niveau der Epidermis kann die Assimilation in viel geringerem Maße beeinflussen als die Transpiration. Das Spannungsminimum der CO_2 liegt von der Epidermis so weit entfernt, daß innerhalb der äußeren Atemhöhle die Kohlensäure wohl noch kaum verdünnt wird. Ebenso wird durch die Cuticularisierung der inneren Atemhöhle (Restionaceen) die Diffusion der CO_2 kaum beeinträchtigt, weil die farblosen Zellen, die die Atemhöhle begrenzen, auch beim Fehlen einer Cuticula keine CO_2 absorbieren würden.

Wie Brown und Escombe (1900, pag. 278/79) hervorheben, beruht die geringe Absorption der CO_2 im Chlorophyllparenchym darauf, daß die gasförmige Kohlensäure sich im Imbibitionswasser der Zellmembranen ja erst lösen muß und daß die Diffusion der CO_2 im gelösten Zustand außerordentlich viel langsamer verläuft als im gasförmigen. Dagegen gilt für diese „liquid diffusion“ dasselbe Gesetz der Abhängigkeit vom Druck wie für die „gaseous diffusion“. Und deshalb finden Brown und Escombe (1905, pag. 49) die Einnahme von CO_2 ins Blatt, also die Photosynthese, direkt proportional dem Druck der Kohlensäure in der umgebenden Atmosphäre.

Daraus ergibt sich die Möglichkeit, die Anschauungen über die Beziehung zwischen dem Bewegungszustand der Luft und der Größe der Transpiration auf die Assimilation zu übertragen (angedeutet bei Pfeffer, 1897, pag. 313). In sehr ruhiger Luft wird das Maximum des CO_2-Druckes, ebenso wie das Minimum der Wasserdampfspannung, um so weiter von der Blattoberfläche abrücken, je größer das Blatt ist. Und für einen zusammenhängenden Pflanzenbestand oder für einen großen Baum muß sich die Beschaffung von CO_2 in ruhiger Luft viel

schwieriger gestalten als für eine isolierte kleine Pflanze (vgl. oben pag. 507 das über Transpiration Gesagte). Ein gelinder Luftstrom, der diese „Kuppen" entfernt, wird also die Einnahme von Kohlensäure ins Blatt steigern, und die Steigerung kann für größere Pflanzenbestände sehr bedeutungsvoll sein.

Auf diese Bedeutung des Windes für die Assimilation hat kürzlich ein Praktiker, H. Krantz (1909), nachdrücklich hingewiesen. Er spricht aber zugleich die Vermutung aus, daß Luftbewegung von bedeutender Schnelligkeit die Versorgung des Blattes mit CO_2 wieder ungünstig beeinflussen wird, weil die Kohlensäure aus dem rasch über das Blatt hingleitenden Luftstrom senkrecht abgeleitet werden muß, wenn sie ins Blatt diffundieren soll.

Das Welken eines Blattes muß in doppelter Weise eine ungünstige Wirkung auf die Assimilationstätigkeit ausüben. Denn einmal genügt schon Spaltenverengerung, um die Assimilation zu verringern, die durch vollkommenen Spaltenschluß ganz unterbunden wird. Und zweitens wird die Lösung der CO_2 im Imbibitionswasser der Mesophyllmembranen verlangsamt, wenn diese Membranen auszutrocknen beginnen, was bei unvollkommenem Spaltenschluß leicht eintreten kann.

Mit der Klärung der physikalischen Verhältnisse ist in das Wesen des Transpirationsvorgangs eine neue Einsicht nicht gewonnen. Aber erst wenn die physikalischen Wirkungen der Spaltöffnungstätigkeit ihrer Quantität nach genau bekannt sind, wird es möglich sein, die Frage in Angriff zu nehmen, ob es außer der durch die Stomata vermittelten Regulation noch eine andere Art der physiologischen Beeinflussung gibt. Es ist schon öfter darauf hingewiesen worden (z. B. von Hesselman, Lloyd), daß der Pflanzenkörper sich gegenüber der wasserentziehenden Wirkung der umgebenden Atmosphäre vielleicht gar nicht so ausschließlich passiv verhält, als wir es uns vorzustellen zunächst geneigt sind. Und wenn es eine von äußeren Bedingungen und vom Spiel der Spaltöffnungen unabhängige Periodizität der Transpiration gibt, was nach Lloyd nicht ausgeschlossen ist, dann ist die Frage schon im positiven Sinn entschieden.

Leider ist es außerordentlich schwer, sichere Kenntnis davon zu erhalten, ob im Zustand der Spalten sich etwas geändert hat oder nicht, und wenn ja, welchen Betrag die Veränderung erreicht, weil die Spaltöffnungen auf einem und demselben Quadratmillimeter Blattfläche zu jeder Tageszeit die verschiedenste Öffnungsweite zeigen (vgl. z. B. die

Angaben von Lloyd). Der wichtigste Fortschritt in der Kenntnis der Transpirationserscheinungen hängt also an der Auffindung eines Objekts, dessen Stomata sich gleichförmiger verhalten. Erst dann läßt sich die Entscheidung darüber treffen, ob bei Konstanz der Außenbedingungen die Transpirationsgröße einzig und allein eine Funktion der Spaltweite ist.

Zusammenfassung.

Das Ausströmen von Wasserdampf aus den Spaltöffnungen eines Pflanzenorganes ist, wie Brown und Escombe dargetan haben, aufzufassen als ein Vorgang statischer Diffusion, d. h. die Transpiration beruht auf dem Unterschied zwischen der Spannung des Wasserdampfes in den Interzellularen und der Spannung des Dampfes in der Außenluft, und zwar ist die Transpirationsgröße dieser Differenz direkt proportional. Irgendwo im Blattinnern wird der Dampf wohl gesättigt sein. Es läßt sich also genauer sagen, die Transpirationsgröße ist direkt proportional der Differenz zwischen dem Sättigungsdruck des Dampfes bei der gegebenen Blattemperatur und dem Dampfdruck in der Außenluft. Temperatur und Bestrahlung beeinflussen deshalb die Transpiration in erster Linie insofern, als sie auf die Spannung des Dampfes in den Interzellularen einwirken. Dem Atmosphärendruck ist die Transpiration umgekehrt proportional, weil der Diffusionskoëffizient eine Funktion des Barometerstandes ist.

Außerdem ist von Wichtigkeit der Bewegungszustand der Außenluft; im Blattinnern dürfen wir uns die Interzellularenluft wohl dauernd unbewegt vorstellen. Bei kräftigem Wind herrscht auf der ganzen Blattfläche der konstante Dampfdruck der Atmosphäre, weil der ausströmende Dampf fortwährend weggewischt wird. Für das Diffusionsgefälle kommt also allein die Entfernung zwischen der Blattoberfläche und derjenigen Zone des Mesophylls in Betracht, in der die Sättigung des Dampfs erreicht ist. Diese Entfernung ist klein, also das Gefälle verhältnismäßig bedeutend. Der Widerstand, den fein durchlöcherte dünne Platten, wie die Stomata führende Epidermis, der Evaporation entgegensetzen, ist auffallend gering. Und zwar deshalb, weil die Diffusion durch Löcher in dünner Wand nicht der Fläche, sondern eher dem Radius proportional ist, weil also durch das isolierte enge Loch viel mehr Dampf strömt, als durch ein flächengleiches Stück einer weiten Öffnung.

In ruhiger Luft bildet sich über dem Blatt eine „Dampfkuppe“, d. h. der Dampf quillt aus den Spaltöffnungen nach allen Seiten über

das Blatt vor und verdünnt sich ganz allmählich, so daß die minimale Dichtigkeit erst in einiger Entfernung vom Blatt erreicht, die trockene Atmosphäre sozusagen von der Blattoberfläche abgedrängt wird. Die Entfernung zwischen den Punkten minimalen Drucks und der Zone der Sättigung im Blatt ist also gegenüber dem Verhalten bei Wind vergrößert, das Spannungsgefälle und damit die Diffusionsgeschwindigkeit verringert. Versuche ergaben, daß die Transpiration im Wind 2—5mal so hoch war, wie in ruhiger Luft; die cuticulare Transpiration stieg im Wind immer nur auf das Doppelte.

Das Mesophyll entspricht, wie angedeutet, einer zusammenhängenden Dampf abgebenden Fläche, über der in einem äußerst geringen, praktisch zu vernachlässigenden Abstand ein multiperforate septum, die Epidermis, ausgespannt ist. In ruhiger Luft spielt also infolge der Kuppenbildung die Ausdehnung der Blattfläche für die Transpiration eine wichtige Rolle, und zwar sollte bei vollkommener Bewegungslosigkeit die Transpiration dem Radius, nicht der Fläche des Blattes proportional sein. Ein Blatt A, das viermal so groß ist wie ein Blatt B, dürfte also, alle übrigen Bedingungen gleich angenommen, im ganzen nur zweimal so viel transpirieren als das Blatt B oder, auf die Flächeneinheit bezogen, halb so viel Wasser abgeben als B. Experimente haben tatsächlich ergeben, daß kleine Blattstücke verhältnismäßig stärker transpirieren als große. Im Wind kommt nur die Gesamtfläche der Spalten in Betracht, die Transpiration ist also, alle übrigen Verhältnisse gleich angenommen, der Blattfläche proportional. Und eine weitere Konsequenz ist, daß der Wind die Transpiration eines großen Blattes in höherem Maße steigert, als die eines kleinen.

Für die Ausgiebigkeit der regulatorischen Wirksamkeit der Spaltöffnungen ist es von Bedeutung, an welcher Stelle im Mesophyll der konstante Maximaldruck, also wohl der Sättigungsdruck, des Wasserdampfes liegt. Zur Entscheidung dieser Frage mußte auf theoretischem Wege die Diffusionskapazität gegebener Blattepidermen ermittelt und mit den beobachteten Transpirationsgrößen verglichen werden.

Bei Transpirationsversuchen, die kurze Zeit dauern, befinden sich die Objekte nie in einer vollkommen ruhigen Atmosphäre. Um die Abweichung vom theoretisch zu erwartenden Wert schätzen zu können, mußten Versuche mit freien Wasserflächen von ähnlichen Dimensionen unter denselben äußeren Bedingungen gemacht werden. Die Versuche ergaben, daß die Verdampfung etwa dreimal so hoch ausfällt, als die nach Maßgabe von Temperatur und Luftfeuchtigkeit für vollkommen ruhige Luft berechneten Werte verlangen.

Damit war ein Anhalt gewonnen für die Berechnung des Widerstands, denn die Kuppenbildung in der ruhigen Zimmerluft der Transpiration eines Blattes von gegebener Größe entgegensetzt. Der Widerstand der durchbohrten Epidermis läßt sich leicht berechnen, wenn die Zahl der Spaltöffnungen, die mittlere Spaltweite und die Poruslänge bekannt sind. Wurde nun die Transpiration eines abgeschnittenen, in Wasser stehenden Blattes bei bekannter Temperatur und Luftfeuchtigkeit bestimmt und für dieselben Bedingungen berechnet, wieviel Dampf durch die Spalten entweichen könnte, wenn knapp unter den Spaltöffnungen die Interzellularenluft dampfgesättigt wäre, so ergab sich bei Berücksichtigung der cuticularen Komponente in ruhiger Luft meistens eine weitgehende Übereinstimmung zwischen beobachteten und berechneten Werten. Daraus darf wohl der Schluß gezogen werden, daß in ruhiger Luft die Atemhöhlen annähernd dampfgesättigte Luft enthalten. Die verwendeten Pflanzen waren zur Hauptsache Mesophyten, doch wurde auch ein Xerophyt und ein ausgesprochener Hydrophyt untersucht. Das Ergebnis war überall ziemlich dasselbe. Es ist demnach wahrscheinlich, daß allgemein für die Transpiration in ruhiger Luft die Epidermis, nicht das Mesophyll begrenzender Faktor ist.

Im Wind fielen die Versuche anders aus. Die beobachteten Transpirationsgrößen blieben hier hinter den als möglich berechneten beträchtlich zurück. Es scheint demnach, daß bei starker Luftbewegung das Mesophyll die Atemhöhlen nicht dampfgesättigt zu erhalten vermag, daß der Sättigungsdruck des Dampfes tiefer im Mesophyll liegt. Diese Verschiebung läßt den Unterschied zwischen der Transpiration bei Wind und der in ruhiger Luft natürlich geringer ausfallen, als es bei konstanter Lage des Dichtigkeitsmaximums der Fall wäre.

An welcher Stelle im Blatt die konstante Maximalspannung des Dampfes auch liegen mag, es muß doch jede Veränderung der Spaltweite die Diffusionskapazität des einzelnen Ausführungsganges beeinflussen. Dagegen ist es für die quantitative Wirkung der Regulation allerdings sehr von Belang, ob der konstante Maximaldruck knapp unter der Spaltöffnung oder erst tiefer im Mesophyll erreicht wird. Im ersten Fall wird das einzelne Diffusionssystem allein durch den Porus der Spaltöffnung dargestellt, und die Diffusionsgeschwindigkeit wird durch die Spaltweite sehr wirksam beeinflußt. Im zweiten besteht das Diffusionssystem aus dem Porus, der Atemhöhle und einem Komplex von Interzellularen, und eine Veränderung in der Weite des kurzen Endstücks, des Porus, kann die Diffusion nicht in dem Maße beeinflussen, wie wenn neben der variabeln Endkomponente keine konstanten Fak-

toren vorhanden sind. Streng genommen kann der Fall, daß von der Atemhöhle bis in die innersten Interzellularen die Dampfdichtigkeit konstant bleibt, kaum eintreten. Die tieferliegenden Gewebe würden so am Transpirieren ganz gehindert, und das ist deswegen nicht wahrscheinlich, weil sie wärmer sein werden als die äußeren. Wenn also die Atemhöhlen auch wirklich dampfgesättigte Luft enthalten, was nach den Experimenten für ruhige Luft annähernd zu gelten scheint, so ist der Dampf der inneren Interzellularen doch dichter, weil er bei höherer Temperatur gesättigt ist. Die Regulation wird also auch in ruhiger Luft kaum je so ausgiebig sein, wie es sich auf Grund der Annahme, daß der Dampfdruck unter der Spaltöffnung konstant bleibt, berechnen läßt. Denn wenn der maximale Dampfdruck erst in einiger Entfernung von der Atemhöhle erreicht wird, so verändert sich der Druck unter der Spaltöffnung bei jeder Veränderung der Spaltweite in dem Sinn, daß die Ausgiebigkeit der Regulation geringer ausfällt, als wenn der Druck schon unter den Schließzellen konstant wäre. Doch wird das in ruhiger Luft keine bedeutende Rolle spielen, weil die Zunahme der Dichtigkeit des Dampfes von der Atemhöhle nach innen gering sein dürfte. Aber davon ganz abgesehen, darf man sich von der regulatorischen Wirksamkeit der Stomata keine übertriebene Vorstellung machen, weil zu dem mit der Spaltweite variablen Widerstand der Epidermis der unveränderliche Widerstand der „Kuppe“ über dem Blatt kommt. Und aus demselben Grund ist nicht zu übersehen, daß die Ausgiebigkeit der Regulation in ruhiger Luft um so geringer ist, je größer das Blatt ist. Versuche, in denen Blätter durch Verdunkelung zur Spaltenverengerung veranlaßt wurden, ergaben eine leidliche Übereinstimmung zwischen Beobachtung und Berechnung. Und zwar zeigte sich die Transpiration, nachdem Spaltenverengerung eingetreten war, sogar etwas stärker deprimiert, als die Berechnung erwarten ließ.

Für Wind fehlen Experimente über die Wirksamkeit der Regulation. Es ist aber leicht einzusehen, daß einerseits, wenn wir das Blatt allein betrachten, der Widerstand der Ausführungsgänge durch das Spiel der Spalten in geringerem Maß modifiziert wird als in ruhiger Luft, weil der Porus hier sehr wahrscheinlich nur ein Stück des Diffusionssystems darstellt. Andererseits fehlt aber im Wind die Kuppe über dem Blatt, der Gesamtwiderstand hängt also nur von den Faktoren des Blattbaues ab, und eine Veränderung des Blattwiderstandes bedeutet für die Transpirationsgröße mehr als in ruhiger Luft, wo der Blattwiderstand nur ein Faktor neben dem Kuppenwiderstand ist. Deshalb ist jedenfalls für große Blätter die Wirkung der Spaltöffnungstätigkeit im Wind doch sicher bedeutender als in ruhiger Luft.

Ebenso wie die nebeneinander liegenden Teile eines Blattes in ruhiger Luft einander gegenseitig am Transpirieren hindern, was in der verhältnismäßig geringen Transpiration großer Blätter zum Ausdruck kommt, so bestehen natürlich zwischen benachbarten Blättern physikalische Korrelationen in dem Sinn, daß ein Blatt, wenn es isoliert wird, in ruhiger Luft mehr transpiriert, als wenn es am Stengel sitzt.

Durch die Einsenkung der Spaltöffnungen wird der Widerstand des Porus um den der äußeren Atemhöhle vermehrt. Denn nehmen wir eine gegebene Differenz zwischen der Spannung des Dampfes unter den Schließzellen und der an der Blattoberfläche an, so verringert sich das Spannungsgefälle, wenn die Schließzellen unter die Blattoberfläche hinabgedrückt werden. Der Widerstand der äußeren Atemhöhle ist konstant, der des Porus mit seiner regulierbaren Weite variabel. Die verhältnismäßige Wirkung der äußeren Atemhöhle auf die Transpiration wird also um so bedeutender sein, je geringer der Widerstand des Porus ist, d. h. je weiter die Spalte geöffnet ist. Mit dem Schluß der Spalte wird die Wirkung der Einsenkung Null. Die Wirkung ist bedeutend, wenn nur der Blattwiderstand in Frage kommt, d. h. im Wind, und geringer, wenn außerdem der Kuppenwiderstand vorhanden ist, d. h. in ruhiger Luft. Und der Effekt der Einsenkung ist in ruhiger Luft bei großen Blättern geringer als bei kleinen, entsprechend der verschiedenen Größe des Kuppenwiderstandes.

Mutatis mutandis gilt das alles auch für die Unterbringung mehrerer Spaltöffnungen in gemeinsamen Krypten und Rinnen.

Ähnlich wie die Einsenkung der Schließzellen wirkt die Cuticularisierung der tiefen Atemhöhlen, wie sie bei vielen kapensischen Restionaceen sich findet. Die cuticularisierten Membranen der „Schutzzellen“ transpirieren selber sehr schwach, der Sättigungsdruck des Dampfes liegt also auf dem Grund der Atemhöhle, nicht unmittelbar unter den Schließzellen, wo der Dampf schon verdünnt sein muß. Deshalb addiert sich zum Widerstand des Porus der der langen Atemhöhle. Spaltweite, Bewegungszustand der Luft, Größe der zusammenhängenden transpirierenden Fläche spielen für das Ausmaß der Hemmung der Transpiration eine ähnliche Rolle wie bei den eingesenkten Spaltöffnungen. Doch ist die Wirkung der „Schutzzellen“ mit der für Wind und für Ruhe gleichbleibenden Erhöhung des Widerstandes erschöpft, während durch die Einsenkung außerdem noch ein dauernd windstiller Raum über den Schließzellen hergestellt wird. Die Bildung einer äußeren Atemhöhle ist deshalb ein wirksamerer Transpirationsschutz als die Cuticularisierung einer inneren Atemhöhle von denselben Dimensionen.

Daß die regulatorische Wirksamkeit des Spiels der Schließzellen und ebenso die Wirkung des Windes bei den xerophilen Spaltöffnungsapparaten geringer ist als bei gewöhnlichen, folgt aus dem Gesagten von selbst.

Um eine Vorstellung von der quantitativen Wirkung der genannten Einrichtungen zu bekommen, wurden Formeln abgeleitet, die durch Versuche mit Modellen Bestätigung fanden. Danach fällt bei maximaler Spaltweite und Wind die Transpiration bei gewissen xerophilen Spaltöffnungsapparaten um 30—70 % niedriger aus, als sie bei gewöhnlichen Spaltöffnungen wäre.

Bei der Aufnahme von Kohlensäure in die assimilierenden Organe liegt das Minimum der CO_2-Dichtigkeit tief im Mesophyll. Die Assimilation wird deshalb durch die Bewegungszustände der Luft, durch die Größe der zusammenhängenden Blattflächen, durch das Spiel der Spaltöffnungen und durch die konstanten Faktoren des Blattbaues zwar im selben Sinn, aber in geringerem Maß beeinflußt als die Transpiration. Bei Spaltenverengerung z. B. wird also die Assimilation weniger reduziert als die Transpiration, und durch Wind die Gewinnung von Kohlensäure weniger gefördert als der Wasserverlust.

Zitierte Literatur.

Benecke, Die Nebenzellen der Spaltöffnungen. Bot. Ztg. 1892, Sp. 588.

Blackman and Matthaei, A quantitative study of carbon-dioxide assimilation and leaf-temperature in natural illumination. Proceed. Roy. Soc. London, Ser. B, Vol. LXXVI, 1905, pag. 402.

Brown und Escombe, Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation of carbon and translocation in plants. Philos. Transact. Roy. Soc. London, Ser. B, Vol. XCIII, 1900, pag. 223.

Dies., Researches on some of the physiological processes of green leaves, with special reference to the interchange of energy between the leaf and its surroundings. Proceed. Roy. Soc. London, Ser. B, Vol. LXXVI, 1905, pag. 29.

Burgerstein, Die Transpiration der Pflanzen. Eine physiologische Monographie. Jena 1904.

Comes, Azione della temperatura, della umidità relativa e della luce sulla traspirazione delle piante. Rendiconto della R. Accad. delle scienze fis. e mat. di Napoli 1878, pag. 56.

Fr. Darwin, Observations on stomata. Philos. Transact. Roy. Soc. London, Ser. B, Vol. CXC, 1898, pag. 531.

Detto, Die Theorie der direkten Anpassung. Jena 1904.

Gilg, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der xerophilen Familie der Restiaceae. Engler's Botan. Jahrbücher 1891, Bd. XIII, pag. 541.

Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, 3. Aufl., Leipzig 1904.

Hann, Lehrbuch der Meteorologie, 2. Aufl., Leipzig 1906.

Hesselman, Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen. Beih. z. Bot. Zentralbl. 1904, Bd. XVII, pag. 311.

Holtermann, Schwendener's Vorlesungen über mechanische Probleme der Botanik. Leipzig 1909.

Kamerling, Zur Biologie und Physiologie der Marchantiaceen. Flora 1897, Bd. LXXXIV, pag. 1.

Keller, Biologische Studien. Biolog. Zentralbl. 1897, Bd. XVII, pag. 99.

Krantz, Elektrostatisches Düngen. Mitteil. d. Deutschen Landwirtschafts-Gesellschaft 1909, Stück 12.

Krutitzky, Beobachtungen über die Transpiration der Gewächse. Ref. in Bot. Zeitung 1882, Sp. 87.

Leitgeb, Beiträge zur Physiologie der Spaltöffnungsapparate. Mitteil. d. Botan. Instituts Graz 1886, Bd. I, pag. 123.

Livingston, The relation of desert plants to soil moisture and to evaporation. Carnegie Instit. of Washington, Publ. n. 50, 1906.

Lloyd, The physiology of stomata. Carnegie Instit. of Washington, Publ. n. 82, 1908.

Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. I, 1897.

Pfitzer, Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Pflanzen. Pringsheim's Jahrbücher 1870, Bd. VII.

Porsch, Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena 1905.

Sampson and Allen, Influence of physical factors on transpiration. Minnesota Botanical Studies 1909, Part I, Vol. IV, pag. 33.

Schwendener, Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen. Monatsber. der Berliner Akademie 1881, pag. 833.

Sorauer, Studien über Verdunstung. Forschungen auf dem Gebiete der Agrikulturphysik, herausg. von Wollny, Bd. III, 1880.

Tschirch, Über einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort, mit spezieller Berücksichtigung des Spaltöffnungsapparates. Linnaea, Neue Folge, 1881, Bd. IX, pag. 139.

Unger, Neue Untersuchungen über die Transpiration der Pflanzen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss., Mathem.-naturw. Klasse, Bd. XLIV, 2. Abteil., 1861, pag. 327.

Vöchting, Beiträge zur Morphologie und Anatomie der Rhipsalideen. Pringsheim's Jahrb., 1873, Bd. IX, pag. 381.

Volkens, Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. Berlin 1887.

Went, Über Zwecklosigkeit in der lebenden Natur. Biolog. Zentralbl. 1907, Bd. XXVII, pag. 257.

Westermaier, Über Spaltöffnungen und ihre Nebenapparate. Festschrift für Schwendener, 1899, pag. 63.

Wiesner, Untersuchungen über den Einfluß des Lichtes und der strahlenden Wärme auf die Transpiration der Pflanzen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss., Mathem.-naturw. Klasse, Bd. LXXIV, I, 1876, pag. 477.

Ders., Grundversuche über den Einfluß der Luftbewegung auf die Transpiration der Pflanzen. Ebenda, Bd. XCVI, 1887, pag. 187.

Eingegangene Literatur.

1) W. M. Bayliss, Das Wesen der Enzymwirkung, übersetzt von K. Schorr. Dresden 1910, Verlag von Th. Steinkopff. Preis: M. 3.—.

2) A. Berger, Stapelieen und Kleinien, einschließlich einiger anderer verwandter Sukkulenten. Mit 79 Abbildungen. Stuttgart 1910, Verlag von Eugen Ulmer. Preis: M. 6,50, geb. M. 7,50.

3) P. Graebner, Pflanzengeographie. Leipzig, Verlag von Quelle & Meyer. Preis: geh. M. 1,—, geb. M. 1,25.

4) G. Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie. Vierte neubearbeitete und vermehrte Auflage. Mit 291 Abbildungen im Text. Leipzig 1909, Verlag von Wilh. Engelmann. Preis: M. 19,—, geb. M. 22,—.

Ders., Die Sinnesorgane der Pflanzen. Mit 33 Abbildungen im Text. (Sonderabdruck aus der physiologischen Pflanzenanatomie.) Leipzig 1909, Verlag von Wilh. Engelmann. Preis: M. 2,—.

5) E. Haselhoff, Agrikulturchemische Untersuchungsmethoden. (Sammlung Göschen Nr. 470). Preis: 80 Pf. geb.

6) F. Rosen, Anleitung zur Beobachtung der Pflanzenwelt. Leipzig, Verlag von Quelle & Meyer. Preis: geh. M. 1,—, geb. M. 1,25.

7) Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Begründet von F. Cohn. herausgegeben von F. Rosen. Bd. IX. Heft 3. Mit einer Tafel. Breslau, J. U. Kerns Verlag. Preis: M. 7,—.

8) J. Schwertschlager, Die Rosen des südlichen und mittleren Frankenjura: ihr System und ihre phylogenetischen Beziehungen, erörtert mit Hinsicht auf die ganze Gattung Rosa und das allgemeine Deszendenzproblem. Mit 2 Tafeln. München 1910, Isaria-Verlag.

9) E. Warming, Dansk Plantevaekst. 2. Klitterne andet halvbind med 60 billeder. Gyldendalske boghandel, nordisk forlag, Kjobenhavn og Kristiania 1909.

DRUCK VON ANT. KAMPFE, JENA.

UNIVERSITY OF ILLINOIS-URBANA
580.5F C001
FLORA$MARBURG
100 1910
3 0112 009383990